

Aus dem Institut für Polarökologie
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

**Charakterisierung arktischer Mesozoo-
planktongemeinschaften während einer
Winter- / Frühjahrs-Übergangsperiode**



Diplomarbeit vorgelegt von

Birgit Obermüller

Kiel 1999

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung	1
2 Untersuchungsgebiet	6
2.1 Die Grönlandsee	6
2.2 Topographie	7
2.3 Hydrographie - Zirkulation der Wassermassen	8
2.4 Eisbildung	11
3 Material und Methoden	12
3.1 Probennahme und Stationsübersicht	12
3.2 Auswertung der Zooplanktonproben	16
3.3 Trennung von <i>Calanus</i> spp.	17
3.4 Bestimmung der Biomasse	17
3.5 Gemeinschaftsanalyse	18
3.5.1 Multivariate statistische Analyse	18
3.5.2 Charakterisierung der Gruppierungen	19
3.5.3 Bedeutung kleiner Copepodenarten für die Gemeinschaft	20
3.6 Physiologischer Zustand ausgewählter kleiner Copepodenarten	20
3.6.1 Aktivität des Verdauungsenzyms Trypsin	20
3.6.1.1 Prinzip der Bestimmung	21
3.6.1.2 Extraktion und Fluoreszenzmessung	22
3.6.1.3 Reproduzierbarkeit und Enzymkinetik	24
3.6.1.4 Empfindlichkeitssteigerung der Analytik	25
3.6.1.5 Veränderung der Trypsinaktivität bei Nahrungsmangel	25
3.6.1.6 Trypsinaktivität ausgewählter kleiner Copepodenarten - Kalibrierung der Feldproben	26
3.6.2 Lipidanalytik	27
3.6.2.1 Bestimmung des Gesamtlipidgehalts	27
3.6.2.2 Bestimmung der Fettsäuren und Fettalkohole	30
4 Ergebnisse	31
4.1 Zusammensetzung des Mesozooplanktons	31
4.2 Gesamtabundanzen und Gesamtbiomassen	32
4.3 Gemeinschaftsanalyse	35
4.4 Artenzahl, Diversität, Äquität	37
4.5 Bedeutung kleiner Copepodenarten	38
4.6 Biochemische Analysen	41
4.6.1 Messung der Trypsinaktivität	41
4.6.1.1 Reproduzierbarkeit und Enzymkinetik	41
4.6.1.2 Empfindlichkeitssteigerung der Analytik	43

4.6.1.3 Veränderung der Trypsinaktivität bei Nahrungsmangel	44
4.6.1.4 Trypsinaktivitäten der vier kleinen Copepodenarten - Feldproben	48
4.6.2 Lipidanalytik	56
4.6.2.1 Gesamtlipidgehalt.....	56
4.6.2.2 Zusammensetzung der Fettsäuren und Fettalkohole.....	58
5 Diskussion	62
5.1 Methodenkritik	62
5.2 Gesamtabundanz und Gesamtbiomasse	67
5.3 Gemeinschaftsanalyse	71
5.4 Artenzahl, Diversität, Äquität	73
5.5 Bedeutung kleiner Copepodenarten	73
5.6 Trypsinaktivitätsmessungen in polaren bis borealen Gebieten	75
5.6.1 Veränderung der Trypsinaktivität bei Nahrungsmangel	78
5.6.2 Trypsinaktivitäten kleiner Copepodenarten	81
5.7 Lipide der kleinen Copepodenarten.....	87
6 Zusammenfassung.....	94
7 Literatur	98
Danksagung/Erklärung.....	111
Anhang	114

1 Einleitung

Die Grönlandsee wird als Teil des Arktischen Mittelmeers durch die starke Saisonalität des Lichtregimes und die niedrigen Temperaturen beeinflusst (HEMPEL 1985). Zusammen mit der sich verändernden Eisbedeckung führt dies zu einer jahreszeitlich stark schwankenden und nur auf die wenigen Sommermonate beschränkte Primärproduktion (CLARKE & PECK 1991).

In der Grönlandsee gibt es neben dem saisonalen auch einen scharfen räumlichen Gradienten im Nahrungsangebot. Dieser resultiert aus dem komplexen hydrographischen System und der unterschiedlichen Eisbedeckung (HIRCHE 1989). Die Phytoplanktonproduktion setzt in den östlichen, vom atlantischen Zustrom beeinflussten Gebieten der Grönlandsee früher ein als in den westlichen, durch den Ausstrom aus dem Nordpolarmeer geprägten Regionen (DIEL 1989). Die polaren Gebiete unterliegen dabei stärker dem Einfluß der Eisbedeckung (HIRCHE et al. 1991). Bei der Eisschmelze bewirkt der Süßwassereintrag eine Stratifizierung der Oberflächenschicht (MARSHALL 1957). Der Eisrandbereich, der in der Grönlandsee mit der Polarfront (Ostgrönland Polarfront) zusammenfällt, ist ein Gebiet mit verstärkter biologischer Produktion (SMITH et al. 1985). Die Phytoplanktonblüten an der Eiskante haben eine große Bedeutung im polaren Nahrungsnetz (CONOVER & HUNTLEY 1991). Zudem können sich in den regelmäßig auftretenden Polynjas der Grönlandsee Phytoplanktonblüten relativ früh im Jahresverlauf entwickeln. Schließlich bietet das Meereis und die sich an das Eis anschließende Wasserschicht eine zusätzliche saisonale Nahrungsquelle (CLARKE & PECK 1991). Sympagische Algen und eisassoziierte Mikroorganismen können aus der unteren Eisschicht in das angrenzende Wasser proliferieren. Verschiedene Zooplanktonorganismen, wie z.B. einige calanoide Copepodenarten nutzen dieses Nahrungsangebot im nahrungsarmen Winter oder vor dem Beginn der Frühjahrsblüte des Phytoplanktons nach dem Aufstieg aus den Überwinterungstiefen (HIRCHE 1989, RUNGE & INGRAM 1991).

Dieses extreme Ökosystem stellt vielfältige Anforderungen an die Organismen, die darauf abgestimmte Anpassungen zeigen, wie z.B. langsames Wachstum, lange Lebensdauer und Reproduktionszeiten (CONOVER & HUNTLEY 1991, PAFFENHÖFER 1993, SCHNACK-SCHIEL & MIZDALSKI 1994). Weitere Strategien sind das Überwintern in der Tiefe (Diapause, Dormanz) und das Anlegen von Energiereserven, vornehmlich in Form von Lipidspeichern (HAGEN 1988, 1996, SARGENT & FALK-PETERSEN 1988, SMITH & SCHNACK-SCHIEL 1990, NORRBIN 1991).

Beginnend mit Nansens „Fram-Expedition“ (1893-1896) und den Arbeiten von SARS (1900) standen bis zu den 70-iger Jahren großskalige Bestandsaufnahmen und Untersuchungen zur Vertikalverteilung, Abundanz und Biomasse im Vordergrund (z.B. WIBORG 1954, 1955, GRICE 1962, HOPKINS 1969). Die wichtige Rolle der Copepoden in den polaren Zooplanktongemeinschaften war aufgrund ihrer großen Abundanz und Biomasse und ihres Artenreichtums schon früh erkannt worden. In jüngerer Zeit rückten die Nahrungsökologie, der Energiehaushalt und die Lebenszyklen der Zooplanktonorganismen verstärkt ins Blickfeld der Forschung (z.B. KOSOBOKOVA 1980, BÅMSTEDT 1988, DIEL 1989, HIRCHE et al. 1991, RICHTER 1994). Bei diesen Untersuchungen standen überwiegend die großen herbivoren calanoiden Copepoden im Vordergrund, die kleinen Copepodenarten wurden kaum berücksichtigt. Erst in den letzten Jahren wurde die herausragende Bedeutung kleiner Copepodenarten für die Zooplanktongemeinschaften immer mehr erkannt (BÖTTGER-SCHNACK 1990, PAFFENHÖFER 1993, NORRBIN 1991, METZ 1993, 1996, RICHTER 1994, SCHNACK-SCHIEL & MIZDALSKI 1994, HANSEN 1997). Die frühere Unterschätzung der Abundanzen der kleinen Copepodenarten ist auf die häufig zu großen Maschenweiten ($>150\text{ }\mu\text{m}$) der eingesetzten Planktonnetze und die geringen Fangtiefen zurückzuführen.

Die Gattungen *Oithona* (Cyclopoida) und *Oncaea* (Poecilostomatoida) treten in hohen Abundanzen in den unterschiedlichsten Meeresgebieten von den Polarregionen bis zu den Tropen auf. *Pseudocalanus* und *Microcalanus* (Calanoida) finden vor allem in den polaren und gemäßigten Zonen eine weite Verbreitung mit z.T. hohen Abundanzen. Die Ernährungsweisen dieser Gattungen werden kontrovers diskutiert und sind speziell für die in dieser Arbeit untersuchten Arten noch nicht hinreichend geklärt (NORRBIN 1991, PAFFENHÖFER 1998). *Oithona* und *Oncaea* gelten als omnivor, *Pseudocalanus* und *Microcalanus* werden eher als herbivor betrachtet, alle können jedoch fakultativ alternative Nahrungsquellen nutzen (RUNGE & INGRAM 1991, PAFFENHÖFER 1993, GONZÁLEZ & SMETACEK 1994). Zur Lebensweise dieser Gattungen gibt es nur eine geringe Anzahl von experimentellen Untersuchungen (z.B. WICKSTEAD 1962, LAMPITT & GAMBLE 1982, TURNER 1986, PERTSOVA & KOSOBOKOVA 1996). Dabei standen die Nahrungsökologie und die Reproduktion im Vordergrund, Verschiedene Faktoren wie z.B. Respiration, Freßrate, Nahrungsselektion, Kotballenproduktion- und -zusammensetzung, sowie Eiproduktion dienten als Indikatoren für eine bestimmte Ernährungsweise oder Reproduktionsstrategie.

Darüberhinaus können auch andere Parameter, wie z.B. Enzymaktivitäten und Lipidbiochemie bestimmte Ernährungsweisen und Lebensstrategien von Copepoden charakterisieren: Die Bestimmung von Verdauungsenzymaktivitäten kann als ein Maß zur Beurteilung der physiologischen Aktivität eines Organismus verwendet werden (MAYZAUD 1980a). Trypsin, eine sehr substratspezifische alkalische Endoprotease, kommt in praktisch allen Organismen vor, so auch in Copepoden (MAYZAUD 1986a, UEBERSCHÄR, pers. Mitt.). Trypsin ist wesentlich an der Proteolyse von Nahrungsproteinen beteiligt (BERGMAYER 1977, STRYER 1991). Die Trypsinaktivität kann hierbei als Indikator für den Ernährungszustand der Individuen dienen (HIRCHE 1979, 1981, MAYZAUD 1986a, ROCHE-MAYZAUD 1991, UEBERSCHÄR 1995). Bei sich verändernden Nahrungsbedingungen, z.B. Hungerperioden, zeigt die Trypsinaktivität eine artspezifische Anpassung daran (MAYZAUD et al. 1992). Die Regulierung der Trypsinaktivität wird neben den Nahrungsbedingungen von den metabolischen Anforderungen des Organismus beeinflusst (BÅMSTEDT 1986, HUNTLEY 1988).

Lipide haben vor allem in polaren Gebieten die Funktion, Energie in höchst konzentrierter und effektiver Form zu speichern. Dadurch kann das saisonal stark schwankende Nahrungsangebot abgepuffert werden (CLARKE 1983, HAGEN 1996). Viele Arten, insbesondere Copepoden, zehren während der Überwinterungsphase von diesen Lipidspeichern. Manche Copepodenarten nutzen, teilweise oder völlig abgekoppelt von der Frühjahrsblüte des Phytoplanktons, einen Großteil der gespeicherten Energie zur Reproduktion (BÅMSTEDT 1986, SMITH 1990, HAGEN & SCHNACK-SCHIEL 1996). Die lipidbiochemische Untersuchung ermöglichen Aussagen über den Ernährungszustand, die Nahrungspräferenzen und die Lebensstrategien der jeweiligen Individuen (HAGEN 1988, CONOVER & HUNTLEY 1991). Mit Hilfe der Lipidzusammensetzung der Individuen kann deren Ernährungsweise charakterisiert werden, da manche der aufgenommenen Fettsäuren von den Organismen unverändert inkorporiert werden (GRAEVE et al. 1994b). Deshalb ist es möglich, anhand weniger für ein bestimmtes Futter (z.B. Diatomeen) charakteristischer Fettsäuren, sogenannten trophischen Markern, zusammen mit den von den Organismen synthetisierten Fettalkoholen Aussagen über deren Ernährungsweise zu machen (FALK-PETERSEN et al. 1990, GRAEVE 1993, CRIPPS & HILL 1998). Desweiteren können mit den Markerfettsäuren trophische Beziehungen im Nahrungsgefüge bestimmt werden (CLARKE et al. 1987, FALK-PETERSEN et al. 1990).

Die größten Änderungen im Nahrungsangebot treten in den Polarregionen während des Übergangs von Winter- zu Frühjahrsbedingungen auf (BÅMSTEDT & TANDE 1988). Dies

ist für viele Organismen eine kritische Periode, in der sie je nach Überwinterungsstrategie, Energiereserven und Ernährungsweise unterschiedlich auf das sich langsam verbessernde Nahrungsangebot reagieren (BÅMSTEDT et al. 1985, BATHMANN et al. 1990). Die Bestimmung der Verdauungsenzymaktivität und die Analyse der Lipidspeicher kann zusammen mit der Vertikalverteilung der Arten und Stadien klären, ob die Individuen physiologisch aktiv sind (HALLBERG & HIRCHE 1980, HAGEN 1988, DIEL 1989). Die physiologische Aktivität ermöglicht Rückschlüsse darüber, in welcher Lebensphase (Überwinterung, Frühjahrssituation) sich die untersuchten Organismen befinden (HIRCHE 1983, BÅMSTEDT & TANDE 1988).

In der vorliegenden Arbeit sollen die Mesozooplanktongemeinschaften der Grönlandsee hinsichtlich ihrer Verteilung und Zusammensetzung und der Bedeutung ausgewählter kleiner Copepodenarten (*Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *Pseudocalanus minutus* und *Microcalanus pygmaeus*) untersucht werden. Ergänzend soll der physiologische Zustand dieser Copepodenarten anhand biochemischer Analysen (Verdauungsenzymaktivität, Lipide) und durch Hungerexperimente charakterisiert werden. Bei der Betrachtung der Ergebnisse soll der Einfluß der Hydrographie (Domänenbildung, Wassermassen) und der Aspekt der „Winter- / Frühljahrs-Übergangsperiode“ besondere Berücksichtigung finden.

Folgende Fragenkomplexe stehen bei der Auswertung im Vordergrund:

- Wie sieht die Verteilung der Gesamtabundanz und der Gesamtbiomasse in den untersuchten Gebieten der Grönlandsee zum Zeitpunkt der Probennahme aus?
- Lassen sich mit Hilfe von Hydrographiedaten einzelne Domänen (atlantisch, arktisch, polar) abgrenzen? Gibt es zwischen den Domänen Unterschiede bezüglich Abundanz, Biomasse und Artenverteilung?
- Welche Faktoren bestimmen die Anordnung und die Zusammensetzung der Mesozooplanktongemeinschaften in der Grönlandsee? Welche Bedeutung haben die kleinen Copepodenarten *Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *Pseudocalanus minutus* und *Microcalanus pygmaeus* für diese Gemeinschaften?
- Wie sieht die Verteilung der physiologischen Parameter der vier kleinen Copepodenarten in den unterschiedlichen Regionen aus? Erfolgt eine Anpassung der Trypsinaktivität auf sich ändernde Nahrungsbedingungen und ist sie artspezifisch? Können die Trypsinaktivitäten der Feldproben mit den Labordaten kalibriert werden und so schlecht ernährte von gut ernährten Individuen unterschieden werden? Gibt es art- und stadienspezifische

Unterschiede im Gesamtlipidgehalt und in der Zusammensetzung der Fettsäuren und Fettsäurekohle? Spiegeln Trypsinaktivität, Gesamtlipidgehalt und die Lipidzusammensetzung den Ernährungszustand und die Ernährungsweise der untersuchten Arten wider?

- Läßt sich die physiologische Aktivität der kleinen Copepodenarten mit Hilfe der physiologischen Parameter und der Artenverteilung charakterisieren?

2 Das Untersuchungsgebiet

2.1 Die Grönlandsee

Die Grönlandsee gehört zu den bestuntersuchten Meeresgebieten des Arktischen Mittelmeers, denn schon frühzeitig wurde ihre besondere Rolle bei der Tiefen- und Zwischenwasserbildung erkannt (AAGAARD et al. 1985, FAHRBACH 1995). Diese Wassermassen hoher Dichte (SWIFT 1986) breiten sich in mittleren Tiefen in den Atlantik aus und beeinflussen die globale thermohaline Zirkulation (QUADFASEL & MEINCKE 1987). Die Grönlandsee ist die Schlüsselregion im advektiv-konvektiven Strömungssystem, das das Nordpolarmeer mit dem Nordatlantik verbindet (VAN AKEN et al. 1991), wobei die Hauptexport- und -importprozesse über die Framstraße erfolgen (AAGAARD & CARMACK 1989, QUADFASEL et al. 1987).

Neben dem Nordpolarmeer wird die Grönlandsee vom Barentsmeer, der Islandsee und der Norwegensee umgeben, und mit den beiden letzteren wird sie zur „GIN-See“ vereinigt, die $2,55 \cdot 10^6 \text{ km}^2$ umfaßt (Abb. 2.1).

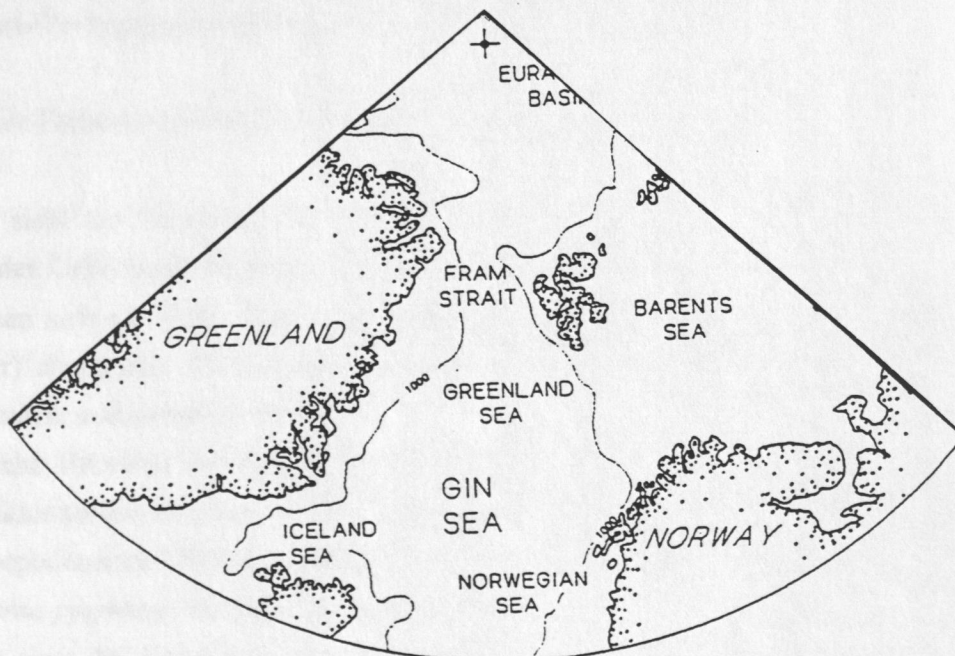


Abb. 2.1: Die Grönlandsee mit den sie umgebenden Meeresgebieten (aus AAGAARD & CARMACK 1989)

2.2 Topographie

Die Bodentopographie der Grönlandsee beeinflusst nach JOHANNESSEN (1986) stark die Zirkulation und Verteilung der Wassermassen. Die westliche Begrenzung der Grönlandsee wird von der grönländischen Küste gebildet (Abb. 2.1, 2.2). Im Süden stellen die Jan-Mayen-Spreizungszone, im Südosten der mittelozeanische Rücken (Mohns und Knipovich Rücken) und östlich bis nordöstlich der Barentsmeer-Kontinentalhang und Spitzbergen die Grenzen dar. Die Framstraße bildet den nördlichen Abschluß zum Nordpolarmeer. Weitere bathymetrische Merkmale sind die Becken- und Schelfgebiete: Die Grönland-Spreizungszone trennt nach PERRY (1986) das zentral gelegene, größere und tiefere Grönlandbecken (3600-3700 m) vom nördlich davon gelegenen Boreasbecken (3200 m).

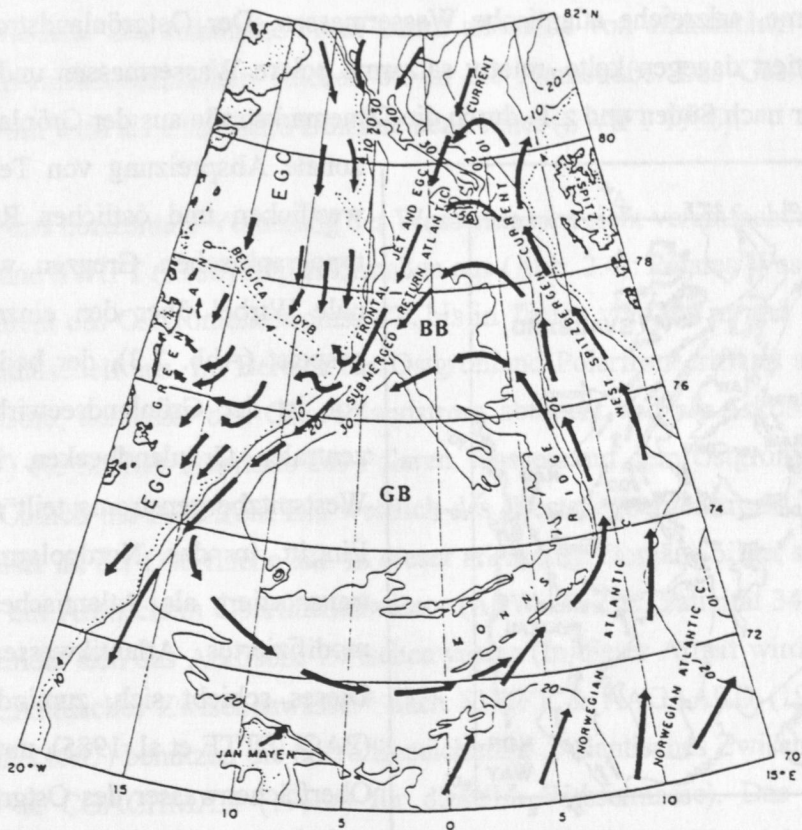
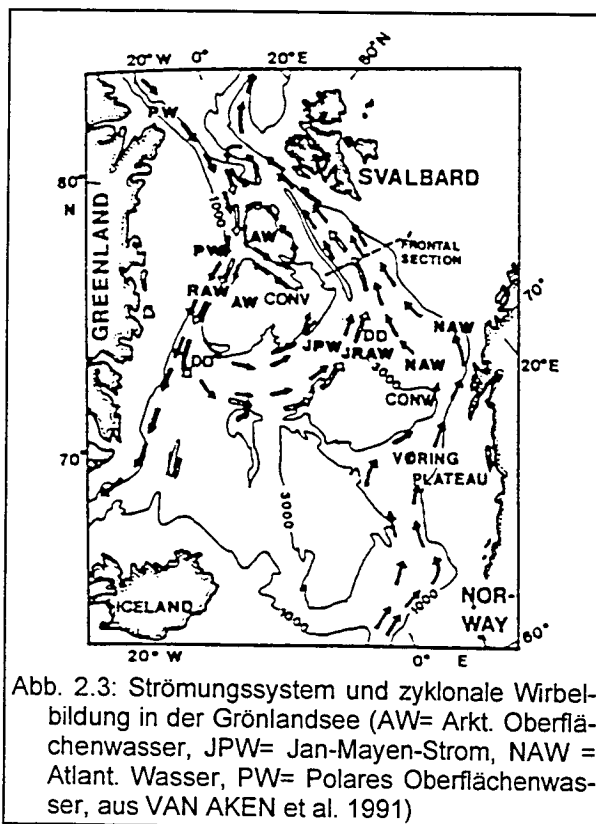


Abb. 2.2: Bathymetrie und Strömungen in der Grönlandsee. Tiefenangaben in Hunderten von Metern (BB= Boreasbecken, EGC= Ostgrönlandstrom, GB= Grönlandbecken, aus PAQUETTE et al. 1985; verändert nach RICHTER 1994)

Diese Becken werden im Westen durch den grönländischen Kontinentalrand und im Osten durch den mittelozeanischen Rücken begrenzt. Der Ostgrönlandschelf erstreckt sich mit einer Breite von 40-280 km von Süd nach Nord mit meist 100-300 m Tiefenausdehnung. Der ostgrönländische Kontinentalhang variiert in seinen Tiefen mit 400-1600 m im Süden und 400-3400 m im Norden (PERRY 1986).

2.3 Hydrographie - Zirkulation und Wassermassen

Die klassische Studie der Nordmeere von HELLAND-HANSEN & NANSEN (1909) bildet auch heute noch die Basis ozeanographischer Arbeiten. Das großräumige Strömungsbild der Grönlandsee wird, wie in Abb. 2.2 ersichtlich, von zwei gegenläufigen, meridionalen Randströmen gebildet (BOURKE et al. 1987; SWIFT 1986): Im Osten transportiert der von Süden kommende und als Teil des Westspitzbergenstroms weiter nach Norden fließende Norwegenstrom warme, salzreiche atlantische Wassermassen. Der Ostgrönlandstrom (EGC) im Westen exportiert dagegen kalte, relativ salzarme polare Wassermassen und Eis aus dem Nordpolarmeer nach Süden und z.T. durch die Dänemarkstraße aus der Grönlandsee. Durch



zonale Abspreizung von Teilströmen des westlichen und östlichen Randstroms an topographischen Grenzen werden zyklonale Wirbel über den einzelnen Becken gespeist (Abb. 2.3), der bedeutendste davon ist der Grönlandseewirbel über dem zentralen Grönlandbecken. Ein Teil des Westspitzbergenstroms teilt sich vor dem Eintritt in das Nordpolarmeer ab und transportiert als Atlantischer Rückstrom modifiziertes Atlantikwasser westwärts. Dieses schiebt sich, zumindest teilweise (PAQUETTE et al. 1985), unter das Polare Oberflächenwasser des Ostgrönlandstroms zwischen 150 und 800 m Tiefe (JOHANNESSEN 1986). Das modifizierte Atlantikwasser fließt dann entlang des ostgrönländischen Kontinentalhangs nach

Süden. Desweiteren spalten sich die polaren Wassermassen des Ostgrönlandstroms nördlich von Jan-Mayen und ein Teil fließt als Jan-Mayen-Strom ostwärts.

Wo im Ozean Wassermassen unterschiedlicher Temperatur und Salinität aufeinandertreffen, bilden sich Fronten aus (JOHANNESSEN 1986). Nach VAN AKEN et al. (1991) sind diese biogeographischen Grenzen in der Grönlandsee das Resultat der großskaligen Konvergenz der Strömungen um den Grönlandseewirbel, die atlantische, polare und arktische Wassermassen zusammenbringt. Die Ostgrönland Polarfront, die von der Südspitze Grönlands bis nördlich von 80°N reichen kann, trennt Polares Wasser (PW: $T < 0^{\circ}\text{C}$, Salinität $< 34,5$) von arktischen Wassermassen ($T: 0-4^{\circ}\text{C}$, Salinität $34,6-34,9$). Das Gebiet westlich der Ostgrönland Polarfront wird als polare Domäne bezeichnet, westlich davon befindet sich die arktische Domäne. Die arktischen Wassermassen sind laut SWIFT (1986) aufgrund ihrer höheren Dichte nicht einfach ein Vermischungsprodukt von Polarem und Atlantikwasser (AW: $T > 3^{\circ}\text{C}$, Salinität $> 34,9$), sondern resultieren aus tiefgreifenden Modifikationen insbesondere des Atlantikwassers. Die Arktische Front trennt arktische von atlantischen Wassermassen und folgt dem mittelozeanischen Rücken bis in die Framstraße. Das Gebiet westlich der Arktischen Front wird als atlantische Domäne bezeichnet (SWIFT 1986).

Die vertikale und horizontale Verteilung der Wassermassen sieht vereinfacht nach BOURKE et al. (1987) und SWIFT (1986) folgendermaßen aus (Abb. 2.4): Polares Wasser (PW) bildet die obere Schicht des Ostgrönlandstroms, z.T. bis in Tiefen von 200 m und dehnt sich über den Ostgrönlandschelf aus. Im Bereich der Ostgrönland Polarfront trifft es auf den Atlantischen Rückstrom, der unter den Ostgrönlandstrom abtaucht und als Arktisches Zwischenwasser (AIW) die Schicht unterhalb des Polaren Wassers auf dem Ostgrönlandschelf und -hang bildet. Östlich der Polarfront und westlich des Westspitzbergenstroms tritt Arktisches Zwischenwasser an der Oberfläche auf. In dieser arktischen Domäne bildet sich im Sommer eine Schicht mit Arktischem Oberflächenwasser (ASW: $T > 2^{\circ}\text{C}$, Salinität $34,7-34,9$) heraus. Darunter befindet sich das Arktische Zwischenwasser (In dieser Arbeit wird die neuere Bezeichnung „Arktisches Zwischenwasser“ nach SWIFT & AAGAARD (1981) verwendet. BOURE et al. (1987) benutzen die ältere Bezeichnung „Atlantisches Zwischenwasser“ nach AAGAARD & COACHMAN (1968a) für dieselbe Wassermasse). Das Arktische Zwischenwasser trennt sich in zwei Wassermassen unterschiedlicher Dichte (oberes und unteres Zwischenwasser). Das darunter liegende Grönlandseetiefenwasser (DW) weist die geringste Temperatur (meist $-1,1$ bis $-1,3^{\circ}\text{C}$) und die größte Dichte aller Wassermassen in der Grönlandsee auf. Die Prozesse seiner Bildung sind komplex und noch nicht vollständig geklärt

(CARMACK & AAGAARD 1973, AAGAARD et al. 1985, QUADFASSEL & MEINCKE 1987, CLARKE et al. 1990, BUDEUS et al., 1993).

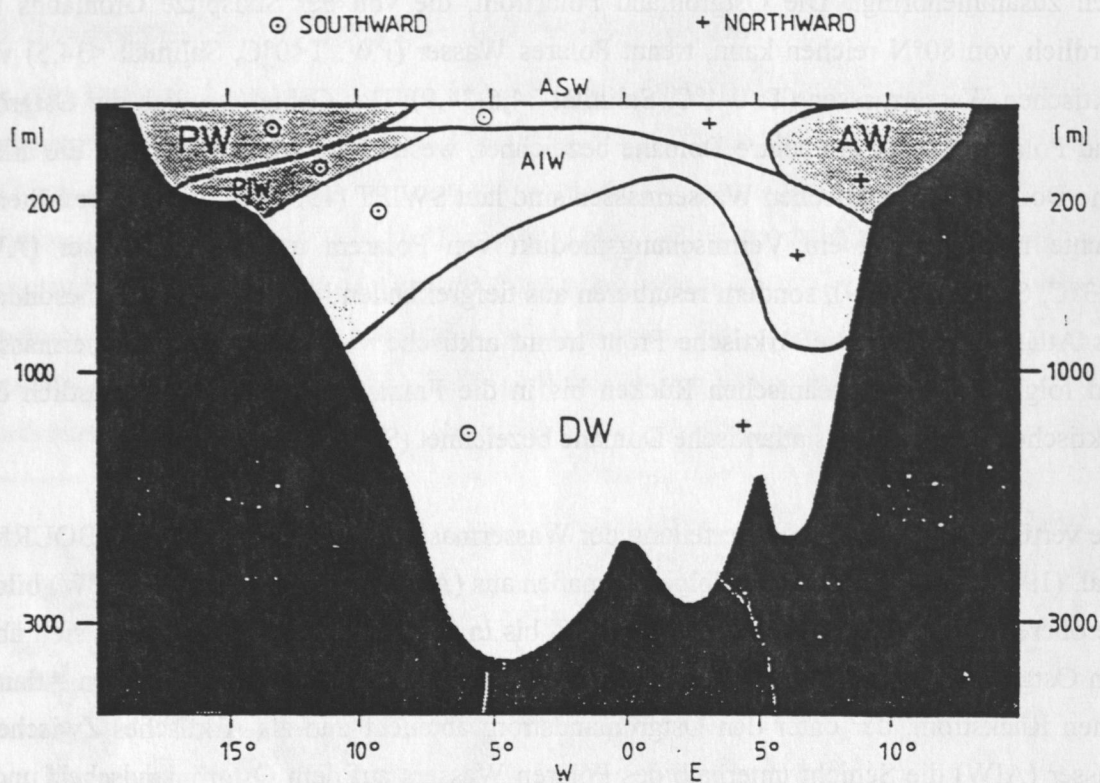


Abb. 2.4: Vertikale Schichtung der Wassermassen in der nördlichen Grönlandsee (AW=Atlantisches Wasser, AIW=Arktisches Zwischenwasser, ASW= Arktisches Oberflächenwasser, DW=Grönlandseetiefenwasser, PW= Polares Oberflächenwasser, PIW= Polares Zwischenwasser, aus CARMACK 1986)

2.4 Eisbedeckung

Das Meereis der Grönlandsee wird hauptsächlich von mehrjährigem, driftendem Packeis gebildet (WADHAMS 1986). Jüngeres bis sehr altes Eis aus dem Nordpolarmeer, dem Hauptbildungsort des Eises des Ostgrönlandstroms, erreicht nach Zirkulation im Beaufortwirbel den Transpolaren Driftstrom und wird über die Framstraße in die Grönlandsee exportiert. Ein- bis zweijähriges Eis wird auf den Schelfen in der russischen Arktis oder nur wenig nördlich der Framstraße gebildet und gelangt über diese ebenfalls in die Grönlandsee (WADHAMS 1986). Jährlich verlassen so rund 2800 m³ Wasser als Meereis das Nordpolarmeer (AAGAARD & CARMACK 1989), treiben weiter mit dem Ostgrönlandstrom aus der Grönlandsee in die Norwegensee und z.T. über die Dänemarkstraße in den Nordatlantik. Dieser Transport ist, verbunden mit der Eisschmelze, wichtig für den Energieaustausch zwischen hohen und gemäßigten Breiten (EICKEN 1995). Die Beschaffenheit des Eises im Ostgrönlandstrom unterscheidet sich von der im Nordpolarmeer: Im Ostgrönlandstrom ist das „Eis-Kontinuum“ des Nordpolarmeeres in definierte Schollen zerbrochen, die allerdings sehr große Ausmaße annehmen können (WADHAMS 1986). Eine Besonderheit des driftenden Packeises sind die Polynjas. Das sind Bereiche offenen Wassers, die wenige Tage bis Wochen eisfrei (offen) bleiben können und z.T. regelmäßig jedes Jahr auftreten. Permanente Eisbedeckung beschränkt sich auf die polaren Wassermassen westlich der Polarfront. Minimale Eisausdehnung, sprich maximaler Rückzug der Eiskante ist im September zu verzeichnen (VINJE 1977). Die mittlere Lage der Eiskante verläuft vom Scoresby Sund (Ostgrönland) in nordöstlicher Richtung. Ab Oktober rückt das Eis wieder nach Südosten vor. Verstärkte Neueisbildung tritt in der Grönlandsee ab November auf. Interannuelle Variationen in der Eisausdehnung können immens sein. Die „Marginal Ice Zone“ (MIZ), die sogenannte Eisrandzone, beschreibt das Eis in einem Bereich bis zu 150 km von der Eiskante, wo das Eis in kleinere bis größere Schollen zerbrochen ist. Die MIZ fällt in der Grönlandsee mit der Ostgrönland Polarfront zusammen und ist deshalb relativ stationär. Eisrandbereiche sind wie Fronten Gebiete verstärkter biologischer Produktivität (HIRCHE et al. 1991).

3 Material und Methoden

3.1 Probennahme und Stationsübersicht

Die Proben wurden während der Expedition ARK XIII/1 mit dem Forschungsschiff „Polarstern“ vom 14.05. bis 24.06.97 auf einer Station in der östlichen Grönlandsee (76°N: St. 17), auf zwei latitudinalen Transekten in der westlichen Grönlandsee (75°N: St. 19-24 und 81°N: St. 30-32) sowie auf einer Station zwischen den Transekten (78°N: St. 29) genommen. Auf vier Stationen wurden vertikale Zooplanktonfänge mit einem Mehrfachschließnetz (Multi-netz) der Firma Hydrobios mit der Maschenweite 150 µm in Standardtiefen durchgeführt. Die beprobten Tiefenhorizonte waren 2000-1500, 1500-1000, 1000-500, 500-200, 200-100, 100-50 und 50-0 m. Die Planktonproben wurden nach dem Fang in einer 4%-igen, mit Borax gepufferten, Formol/Seewasserlösung fixiert.

Desweiteren wurde auf insgesamt zehn Stationen ein Bongo-Netz mit der Maschenweite 150 µm zu Vertikalfängen in den Tiefenstufen 1500-0 m, bzw. Bodennähe-0 m und 100-0 m eingesetzt. Die diesen Fängen entnommenen Proben wurden nach Arten und Entwicklungsstadien im Kühllabor sortiert und ein Teil für die Enzymanalytik in Eppendorf-Reaktionsgefäßen mit wenig Seewasser bei -80°C tiefgefroren. Der andere Teil wurde für die Lipidanalytik in Rollranddeckelgläsern in einem Dichlormethan/Methanol-Gemisch (Verhältnis 2:1) bei -30°C tiefgefroren. Die Stationsdaten sind in Tab. 3.1 zusammengefaßt, und die Lage der Stationen ist aus Abb. 3.1 ersichtlich (siehe dazu auch SPINDLER et al. (1998)).

Tab. 3.1: Stationstabelle der bearbeiteten Netzfänge (MN= Multinetz, BO= Bongo-Netz, AW= Atlantikwasser, ARS= Atlantischer Rückstrom, GB= Grönlandbecken, GSW = Grönlandseewirbel, OG = Ostgrönland, OGS = Ostgrönlandstrom)

Stations-nummer	Datum (1997)	Position		Lottiefe [m]	Gerät	Gebiet / Wassermassen
		nördl. Breite	Länge			
17	27.05.	76°36'	04°39' O	3111	BO	nordöstl. GB / AW
19	28.05.	74°57'	06°57' W	3461	MN, BO	westl. GB / GSW
21	31.05.	74°42'	13°05' W	1483	MN, BO	westl. GB / GSW
22	01.06.	74°57'	12°48' W	675	BO	OG Hang / GSW
23	01.06.	74°57'	13°00' W	390	MN, BO	OG Schelf / OGS
24	02.06.	74°59'	13°50' W	195	MN, BO	OG Schelf / OGS
25	03.06.	74°55'	07°09' W	3470	BO	westl. GB / GSW
29	06.06.	78°03'	05°20' W	412	BO	OG Schelf / ARS
30	10.06.	80°54'	03°56' W	3359	BO	nördl. Becken / OGS
31	11.06.	80°57'	05°54' W	1574	BO	OG Hang / OGS
32	13.06.	81°00'	07°47' W	374	BO	OG Schelf / OGS
35	18.06.	75°00'	07°00' W	3418	BO	westl. GB / GSW

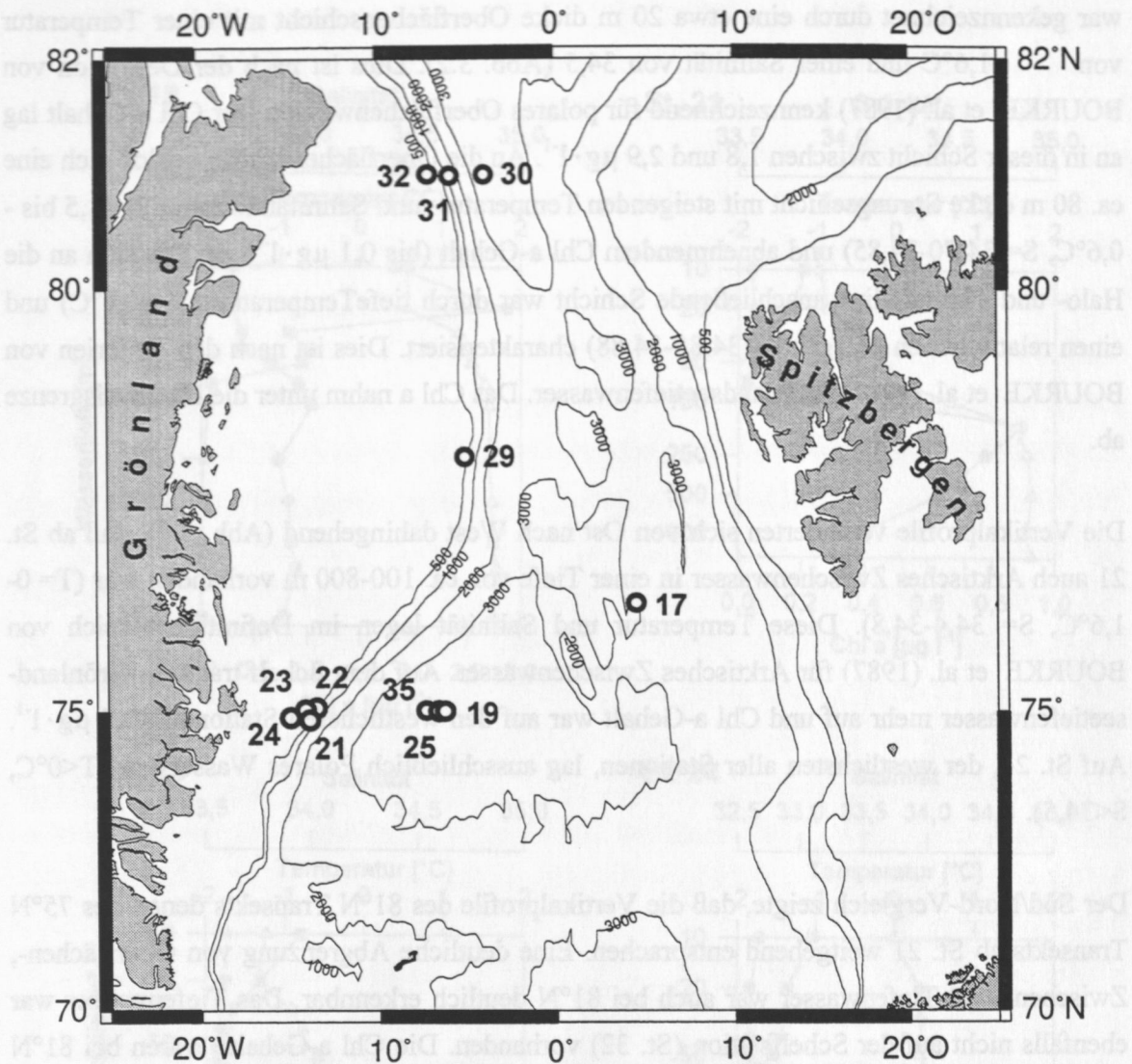


Abb. 3.1: Lage der Stationen in der Grönlandsee/Framstraße während der Expedition ARK XIII/1

Eine Arbeitsgruppe des Sonderforschungsbereichs 313 an der Universität Kiel erhob auf den einzelnen Stationen Daten zur Temperatur-, Salzgehalts- und Chlorophyll a-Verteilung. Die hier gezeigten Daten stammen von HAUPT et al. (1998, pers. Mitt.).

Im folgenden wird die Vertikalverteilung der Temperatur, der Salinität und des Chl a-Gehalts der Transekte 75°N und 81°N anhand repräsentativer Profile erläutert. Der Transekt bei 75°N umfaßte die Stationen 19 bis 24 und erstreckte sich vom Grönlandseewirbel bis zum Ostgrönlandstrom (Abb. 3.2). Station 19, die tiefste und östlichste Station dieses Transekts,

war gekennzeichnet durch eine etwa 20 m dicke Oberflächenschicht mit einer Temperatur von $-1,6^{\circ}\text{C}$ und einer Salinität von 34,5 (Abb. 3.2). Dies ist nach der Definition von BOURKE et al. (1987) kennzeichnend für polares Oberflächenwasser. Der Chl a-Gehalt lag an in dieser Schicht zwischen $1,8$ und $2,9 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$. An die Oberflächenschicht schloß sich eine ca. 80 m dicke Sprungschicht mit steigenden Temperatur- und Salinitätswerten ($T = -1,5$ bis $-0,6^{\circ}\text{C}$, $S = 34,70$ - $34,85$) und abnehmendem Chl a-Gehalt (bis $0,1 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$) an. Die sich an die Halo- und Thermokline anschließende Schicht war durch tiefe Temperaturen ($< -0,5^{\circ}\text{C}$) und einen relativ hohen Salzgehalt ($34,85$ - $34,88$) charakterisiert. Dies ist nach den Kriterien von BOURKE et al. (1987) Grönlandseetiefenwasser. Das Chl a nahm unter die Nachweisgrenze ab.

Die Vertikalprofile veränderten sich von Ost nach West dahingehend (Abb. 3.2), daß ab St. 21 auch Arktisches Zwischenwasser in einer Tiefe von ca. 100-800 m vorhanden war ($T = 0$ - $1,6^{\circ}\text{C}$, $S = 34,4$ - $34,8$). Diese Temperatur und Salinität lagen im Definitionsbereich von BOURKE et al. (1987) für Arktisches Zwischenwasser. Auf dem Schelf trat kein Grönlandseetiefenwasser mehr auf und Chl a-Gehalt war auf den westlicheren Stationen $< 0,5 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$. Auf St. 24, der westlichsten aller Stationen, lag ausschließlich Polares Wasser vor ($T < 0^{\circ}\text{C}$, $S < 34,5$).

Der Süd/Nord-Vergleich zeigte, daß die Vertikalprofile des 81°N Transekts denen des 75°N Transekts ab St. 21 weitgehend entsprachen. Eine deutliche Abgrenzung von Oberflächen-, Zwischen- und Tiefenwasser war auch bei 81°N deutlich erkennbar. Das Tiefenwasser war ebenfalls nicht auf der Schelfstation (St. 32) vorhanden. Die Chl a-Gehalte waren bei 81°N geringer als bei 75°N ($< 0,2 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$).

Trotz der zeitlichen Unterschiede in der Probennahme waren die Stationen 19, 25 und 35 hinsichtlich ihrer hydrographischer Bedingungen sehr ähnlich. Auf der zeitlich zuletzt probierten St. 35 war die Oberflächentemperatur gegenüber St. 19 und 25 leicht erhöht und kündigte die saisonale Erwärmung und die Herausbildung des Arktischen Oberflächenwassers an.

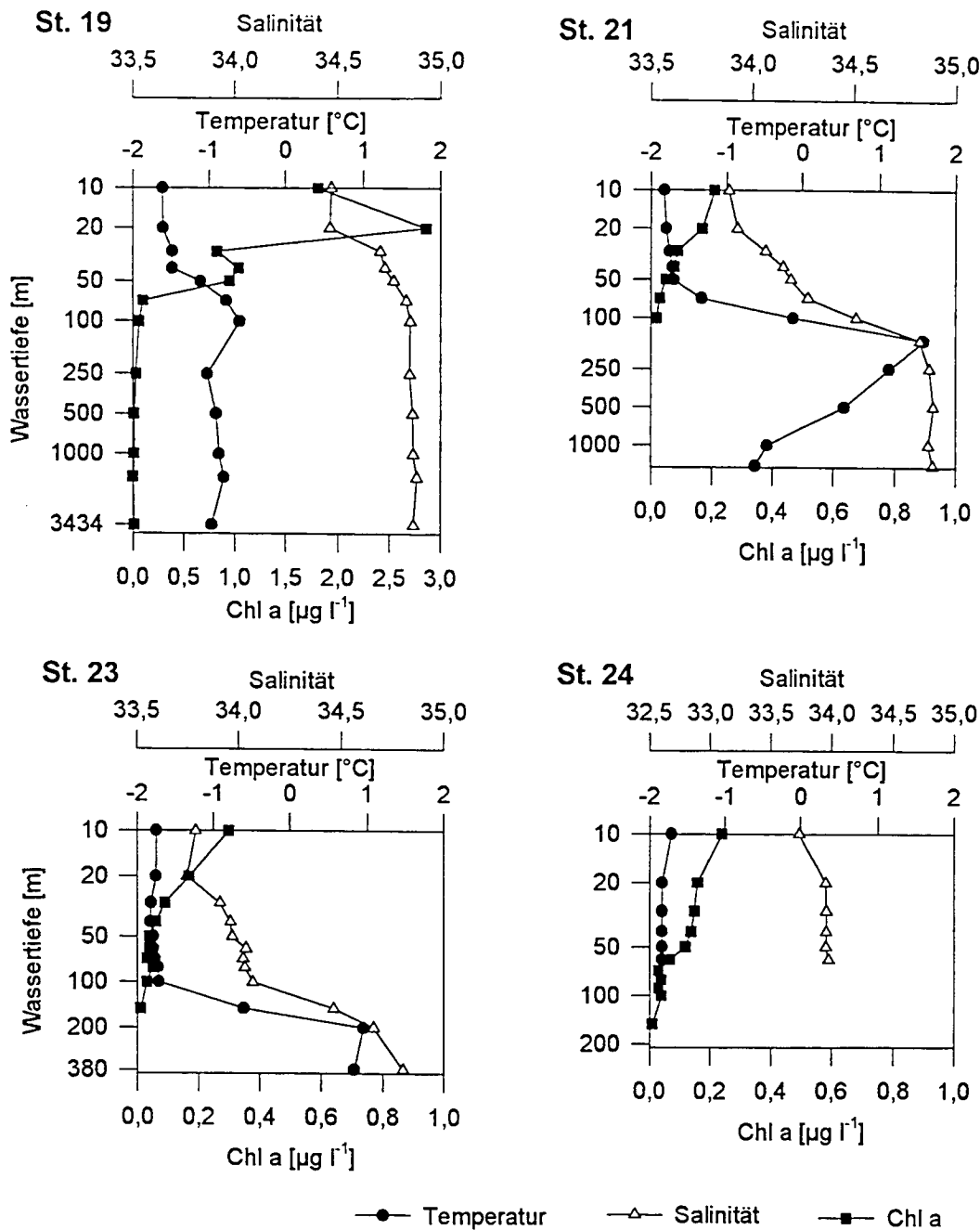


Abb. 3.2: Vertikalprofile der Temperatur, Salinität und Chl a-Konzentration auf St. 19, 21, 23 und 24 des Transekts 75°N (nach HAUPT et al. 1998, pers. Mitt.). Die Wassertiefe ist logarithmisch aufgetragen. Die Chl a-Skala bei St. 19 und die Temperaturskala bei St. 24 sind geändert.

Die Eisbedingungen während ARK XIII/1 stellten sich wie folgt dar: Auf St. 17 (76°N 4°O) trat kein Eis auf. Das Untersuchungsgebiet des 75°N Transekts war hingegen ab 2°W in westlicher Richtung überall eisbedeckt (60-90%). Station 29 (78°N 5°W) wies eine Eisbedeckung von 80% auf. Der 81°N Transekt hatte z.T. dickes Packeis mit einer 80-100%igen Eisbedeckung. Die Eisrandzone (MIZ) bewegte sich während des Expeditionsverlaufs auf 75°N von 2°W nach 9°W (HAUPT et al. 1998), so daß die drei Wochen später nochmals beprobte St. 35 weitgehend eisfrei war.

3.2 Auswertung der Zooplanktonproben

Die Auswertung der Mesozooplanktonfänge erfolgte im Labor des Instituts für Polarökologie der Universität Kiel. Die formolkonservierten Proben wurden gewässert und mit einem Folsom-Planktonteiler halbiert bzw. mehrfach geteilt. Dabei wurde eine Teilung von 1/32 nicht überschritten, um durch das Teilen entstandene Fehler möglichst gering zu halten (SHERMAN et al. 1976). Zur Bestimmung und Zählung der Proben diente ein Wild M3B Stereomikroskop mit 6,4- bis 40-facher Vergrößerung. Beginnend mit dem kleinsten Probenanteil wurde das Material sortiert und gezählt, bis eine taxonomische Kategorie abundanter Organismen mindestens 50 Individuen enthielt. Dadurch wurde eine ausreichende Sicherheit der Zählergebnisse erzielt (EDLER 1979). Seltene Organismen wurden aus der gesamten Probe aussortiert. Anschließend wurde zur Ermittlung der Abundanz des jeweiligen Taxon auf die gesamte Probe hochgerechnet. Aus der nicht zur taxonomischen Bestimmung herangezogenen Probenhälfte wurde die Biomasse bestimmt (siehe Punkt 3.4). Eine Arten-/Stationstabelle mit allen Kategorien ist im Anhang (Liste 1) aufgeführt.

Die Abundanz wurde mit folgender Formel berechnet:

$$A = z \cdot 2^h \cdot 1000 \cdot F^{-1} \cdot (T_0 - T_S)^{-1}$$

wobei A= Abundanz [$n \cdot 1000^{-1} \cdot m^{-3}$], z= Anzahl gezählter Individuen, h= Anzahl der Halbierungsschritte, F= Öffnungsfläche des Netzes ($0,25 \text{ m}^2$), T_0 = Tiefe beim Öffnen des Netzes, T_S = Tiefe beim Schließen des Netzes.

Zur Bestimmung der Zooplanktonorganismen wurde folgende Literatur verwendet:

Copepoda: BRODSKII (1967), BRODSKII et al. (1983), FARRAN (1948),
FROST (1989), MALT (1983), MARKHASEVA (1996), SARS
(1900, 1903), VERVOORT (1951 a, b)

andere Crustacea:	KLEKOWSKI & WESLAWSKI (1991)
Gastropoda:	MORTON (1957), VAN DER SPOEL (1972)
Chaetognatha:	TODD & LAVERACK (1991)
Appendicularia:	BÜCKMANN (1945), TODD & LAVERACK (1991)

3.3 Trennung von *Calanus* spp.

Calanus finmarchicus und *C. glacialis* sind nahe verwandte und morphologisch sehr ähnliche Copepodenarten. Eine Trennung aufgrund morphologischer Merkmale ist sehr schwierig (HIRCHE 1991). *C. hyperboreus* ist die größte *Calanus*-Art und von *C. finmarchicus* und *C. glacialis* auch morphologisch leichter zu trennen. In der vorliegenden Arbeit wurde zur Artunterscheidung die Methode nach UNSTAD & TANDE (1991) angewandt. Durch Messungen der Prosomalänge, die für die jeweiligen Stadien charakteristisch ist, wird eine Trennung der Arten möglich (HIRCHE et al. 1994, HANSSEN 1997). Die Grenzwerte für die Trennung der einzelnen Stadien sind in Tab. 3.2 angegeben.

Tab. 3.2: Grenzwerte der zur Arttrennung von *Calanus* spp. herangezogenen Prosomalänge (nach UNSTAD & TANDE 1991). CIII-CV: Copepodit-Stadien, W: Weibchen

Prosomalänge [mm]			
Stadium	<i>C. finmarchicus</i>	<i>C. glacialis</i>	<i>C. hyperboreus</i>
CIII	< 1,65	1,65 - 2,15	> 2,15
CIV	< 2,30	2,30 - 3,00	> 3,00
CV	< 3,00	3,00 - 3,40	> 3,40
W	< 3,20	3,20 - 4,50	> 4,50

3.4 Bestimmung der Biomasse

Die Gesamtbiomasse wurde direkt über die Trockenmasse ermittelt (BÅMSTED 1974, verändert nach GIGUÈRE et al. 1989). Dazu wurde die Hälfte einer formolfixierten Probe 48 Stunden bei 60°C im Ofen getrocknet bis eine stabile Masse erreicht war und anschließend auf einer elektronischen Waage (SARTORIUS 1712, Genauigkeit $\pm 0,01$ mg) gewogen. Der Massenverlust durch die Formolfixierung wurde bei den Trockenmassewerten entsprechend korrigiert (GIGUÈRE et al. 1989). Die zur Ermittlung der Abundanz (s. 3.2) entnommenen Tiere wurden gewogen und zum Gesamtwert addiert.

Die Biomasse der Arten *Calanus hyperboreus*, *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *Metridia longa*, *Pseudocalanus minutus*, *Microcalanus pygmaeus*, *Oithona similis* und *Oncaea borealis* wurde zusätzlich indirekt über die Abundanzwerte mit Hilfe aus der Literatur bekannter Individualmassen berechnet. Dadurch sollte der relative Anteil der Biomasse dieser Arten an der Gesamtbiomasse abgeschätzt werden. Die für die Biomasseberechnung berücksichtigten Copepodenarten und die mittleren Individualmassen mit der jeweiligen Quelle sind Liste 2 im Anhang zu entnehmen.

3.5 Gemeinschaftsanalyse

3.5.1 Multivariate statistische Analyse

Gemeinschaften hinsichtlich ihrer Ähnlichkeiten bzw. ihrer Unterschiede in der Artenzusammensetzung abzugrenzen, kann ökologische Zusammenhänge sichtbar machen (PIEPENBURG 1988). Zur Ermittlung der Unterschiede in der Artenzusammensetzung der Multinetzfänge wurde eine Gemeinschaftsanalyse durchgeführt. Da die Abundanzdaten über mehrere Größenordnungen streuten, wurden sie transformiert (vierte Wurzel). Dies verhindert eine Übergewichtung sehr dominanter Taxa (FIELD et al. 1982). Anschließend wurde mit dem Bray-Curtis-Index, der ein Maß für die Ähnlichkeit zweier Proben ist, eine Similaritätsmatrix errechnet (BRAY & CURTIS 1957).

Basierend auf dieser Ähnlichkeitsmatrix wurde eine einseitige Similaritätsanalyse ("one-way" ANOSIM, Analyses of Similarities) durchgeführt (CLARKE & WARWICK 1994). Hierbei wird nur die Rangordnung der Ähnlichkeitswerte berücksichtigt. Diese multivariate statistische Analyse ist ein Verfahren, bei dem die einzelnen Proben *a priori* gruppiert werden. Es wird dann durch wiederholte Neuordnung, bzw. Vertauschung (Permutation) der Proben zwischen den Gruppen getestet, ob signifikante Unterschiede zwischen den festgelegten Probengruppierungen bestehen. Die Nullhypothese (H_0 : Es bestehen keine Unterschiede zwischen den Gruppen) wird bei einem Signifikanzniveau von $p < 0,1\%$ abgelehnt.

In dieser Arbeit wurde eine hauptsächlich tiefenabhängige Verteilung der Mesozooplanktongemeinschaften angenommen und die Proben zu drei Tiefenhorizonten (Oberfläche, Mitte, Tiefe) gruppiert (RICHTER 1994, AUDEL 1995). Dies. Die gewählten Tiefenhorizonte entsprechen in etwa der vertikalen Schichtung der Wassermassen. In einem weiteren Permutationsverfahren wurde getestet, ob unabhängig von der Tiefe signifikante regionale Unterschiede zwischen den Becken- und Schelfstationen bestehen. Dazu wurden die Proben den beiden Regionen (Grönlandseebecken, Ostgrönlandschelf) zugeordnet.

Die mit den Ähnlichkeitswerten korrespondierenden Ränge der Similaritäten (Rang-Similaritäten) bilden ebenfalls die Grundlage für die Multidimensionale Skalierung (MDS), mit deren Hilfe die Ähnlichkeitsstruktur der Proben weiter untersucht wurde. Die Distanzen zwischen den Proben im zweidimensionalen MDS-Plot entsprechen ihren faunistischen Ähnlichkeiten (KRUSKAL & WISH 1978). Als Maß der Güte für die zweidimensionale Darstellung der multidimensionalen Ähnlichkeitsstruktur wird ein Streßfaktor angegeben. Dieser sollte nach KRUSKAL & WISH (1978) kleiner als 0,2 sein, höhere Werte deuten auf eine zu große Verzerrung in der zweidimensionalen Darstellung hin.

Die Berechnung der Ähnlichkeitsmatrix, die Multidimensionale Skalierung und die Similaritätsanalyse wurden mit dem Programm „Primer“ (CLARKE & WARWICK 1994) durchgeführt.

3.5.2 Charakterisierung der Gruppierungen

Zur Charakterisierung der gruppierten Zooplanktonfänge wurde die Artenzahl (S) bestimmt und die Diversität und die Äquität („evenness“) berechnet.

Als Maß für die Diversität wurde der Shannon-Wiener-Index verwendet (SHANNON & WEAVER, 1963). Dieser Index (H') beschreibt die Diversität einer Probengruppierung anhand der Artenzahl und der relativen Häufigkeit der einzelnen Arten und wurde nach folgender Formel berechnet:

$$H' = -\sum_{i=1}^s p_i \cdot \ln(p_i) \quad \text{Wertebereich: } 0 \leq H' \leq \ln S$$

wobei p_i = relativer Anteil der Art i an der Summe der Arten innerhalb einer Gruppierung, S = Artenzahl.

Der Pielou-Index (E), welcher sich vom Shannon-Wiener-Index ableitet, ist ein Maß für die Gleichmäßigkeit (Äquität) der Individuenverteilung auf die verschiedenen Arten einer Gruppierung (PIELOU 1966). E nimmt Werte zwischen 0 und 1 an. Bei $E = 0$ gehören alle Individuen einer Art an, bei $E = 1$ weisen alle Arten gleiche Individuenzahlen auf.

Der Pielou-Index wurde nach folgender Formel berechnet:

$$E = H'/H'_{\max} \quad \text{wobei } H'_{\max} = \ln S.$$

Artenzahl, Diversität und Äquität der Probengruppierungen wurden mit dem nicht-parametrischen H-Test nach KRUSKAL & WALLIS (1952) auf signifikante Unterschiede

überprüft. Dieser Test wurde angewandt, da von einer Normalverteilung der Prüfgrößen nicht ausgegangen werden konnte (LOZÁN 1992). Es wurde die Nullhypothese geprüft, daß alle Stichproben (Probengruppen) einer Grundgesamtheit angehören. Die Nullhypothese wird bei einem Signifikanzniveau von $p < 5\%$ abgelehnt.

Die Prüfgröße H wurde nach folgender Formel berechnet:

$$H = \frac{12}{n(n+1)} \cdot \sum_{i=1}^k R_i^2 / n_i - 3 \cdot (n+1)$$

wobei n_i = Umfang der Stichprobe i , $n = \sum n_i$, R_i = Rangsumme der Stichprobe i , k = Anzahl der Stichproben.

Das Testverfahren wurde mit dem Programm „StatView“ durchgeführt.

3.5.3 Bedeutung kleiner Copepodenarten für die Gemeinschaft

Kleine Copepodenarten können ein bedeutender Faktor in Zooplanktongemeinschaften sein und einen wichtigen Anteil an der Gesamtabundanz und -biomasse stellen (HANSSSEN 1997, METZ 1993, 1996). Die Bedeutung von vier kleinen Copepodenarten (Cyclopoida: *Oithona similis*, Poecilostomatida: *Oncaea borealis*, Calanoida: *Pseudocalanus minutus*, *Microcalanus pygmaeus*) wurde für die Gruppierungen der Zooplanktongemeinschaften, die mit Hilfe der multivariaten Analyse charakterisiert wurden, untersucht. Dazu wurden die relativen Anteile der jeweiligen Arten an Gesamtabundanz und Gesamtbiomasse dargestellt.

3.6 Physiologischer Zustand ausgewählter kleiner Copepodenarten

3.6.1 Aktivität des Verdauungsenzyms Trypsin

Trypsin, eine alkalische Endoprotease, kann als Indikator für den Ernährungszustand von Zooplanktonorganismen dienen (HIRCHE 1979, MAYZAUD 1986a). Trypsin kommt in praktisch allen Organismen, so auch in Copepoden, vor (UEBERSCHÄR, pers. Mitteilungen) und ist sehr substratspezifisch. An den vier kleinen Copepodenarten *Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *Pseudocalanus minutus* und *Microcalanus pygmaeus* wurden Aktivitätsmessungen des Verdauungsenzyms Trypsin durchgeführt, um deren Freßaktivität und den Ernährungszustand zu ermitteln. Genaugenommen kann nur ein Verdauungspotential bezogen auf natürliche Bedingungen ermittelt werden, das durch die Höhe der gemessenen En-

zymaktivität angezeigt wird (HEAD & HARRIS 1985). Die im Labor beobachteten Umsatzraten werden unter optimalen Meßbedingungen (Temperatur, pH) erreicht, die von jenen Bedingungen im Organismus abweichen können (DIEL 1989, HIRCHE 1979). Optimale Meßbedingungen sind nötig, um ein möglichst hohes und eindeutiges Signal zu bekommen und um die Reproduzierbarkeit der Methode zu gewährleisten.

Zur Bestimmung der Trypsinaktivität der Copepoden wurde eine hochempfindliche Fluoreszenztechnik verwendet, wie sie UEBERSCHÄR (1988) für die individuelle Analyse von Fischlarven entwickelte. Diese fluoreszenzphotometrische Technik erfüllt die Kriterien einer reproduzierbaren, einfach und schnell anzuwendenden Methode zur Erfassung der Trypsinaktivität einzelner bis weniger Copepoden. Sie hat eine um ein Vielfaches erhöhte Empfindlichkeit gegenüber konventionellen chromogenen oder spektrophotometrischen Methoden (ERLANGER et al. 1961, BERGMAYER 1977, 1983, SAMAIN et al. 1977, MAYZAUD 1980a). Die Übertragbarkeit der von UEBERSCHÄR (1988, 1995) für Fischlarven entwickelten Methode zur Trypsinaktivitätsmessung ist, wie eine Untersuchung der Trypsinaktivität von UEBERSCHÄR (pers. Mitteilungen) an verschiedenen marinen Fischen und Evertebraten zeigte, innerhalb mariner Organismen gewährleistet. Unter anderem wurden Crustaceen (Artemien-Nauplien, Copepoden-Nauplien, *Crangon*), Chaetognathen und Cephalopodenlarven untersucht.

3.6.1.1 Prinzip der Bestimmung

Die Fluoreszenzmessung beruht auf folgendem Prinzip: Trypsin wird ein spezielles Substrat, ein synthetisches Amid mit einer geringen Grundfluoreszenz, angeboten, für welches es hochspezifisch ist. An dieses Substrat ist ein Fluorophor gekoppelt, dessen Freisetzung durch enzymatische Hydrolyse eine Änderung der Fluoreszenz bewirkt (KANAOKA et al. 1977). Der freie Fluorophor hat, verglichen mit der gebundenen Form, eine ungefähr 700fach erhöhte Fluoreszenz. Enzymmenge und Freisetzungsgeschwindigkeit (Substratumsatz) sind direkt proportional. Der Anstieg der Emission wird als hydrolysiertes Substrat pro Zeiteinheit angegeben und dient als Maß für die Trypsinaktivität.

3.6.1.2 Extraktion und Fluoreszenzmessung

In der vorliegenden Untersuchung wurde nach UEBERSCHÄR (1995) mit kleineren Modifikationen verfahren. Die Probenaufarbeitung und Trypsinaktivitätsmessung fand im Labor der Abteilung Fischereibiologie des Instituts für Meereskunde in Kiel statt. Der schematische Ablauf der Analyse ist in Abb. 3.3 ersichtlich.

Folgende Chemikalien wurden verwendet:

- Enzymsubstrate: N α -carbobenzoxyl-L-arginin-4-methylcoumarinyl-7-amid (CBZ-L-Arg-MCA = **Substrat Z**) und N α -Benzoyl-L-arginin-4-methylcoumarinyl-7-amid (BZ-L-Arg-MCA = **Substrat BZ**)
- reiner Fluorophor: 4-methylcoumarinyl-7-amid (**MCA**)
- Trypsinstandard (Trypsin vom Rinderpankreas), Albumin (BSA), Lösungsmittel Dimethylsulfoxid (DMSO)
- 0,1 molarer TRIS-HCL Puffer (pH 8,00; enthält CaCl₂ x H₂O)

Die an Bord nach Art und Stadium vorsortierten und in Eppendorf-Reaktionsgefäßen bei -80°C tiefgefrorenen Copepoden wurden auf Eis bei etwa 0°C langsam aufgetaut. Danach wurden die Copepoden in einer Petrischale mit deionisiertem Wasser gespült, unter einem Binokular auf Beschädigung überprüft und je nach Größe einzelne bis maximal fünf Individuen in Eppendorf-Reaktionsgefäße (1,5 ml) überführt. In 250 µl gekühltem TRIS-HCL-Puffer (pH 8,00, 0,1 mol + CaCl₂ · 2H₂O, 0,02 mol) wurden die Copepoden mit einem Eppendorf-Mikropistill im Reaktionsgefäß unter Eiskühlung homogenisiert, das Copepoden-Homogenat anschließend bei 0-4°C in einer Kühlzentrifuge (HERAEUS Minifuge T) 60 min bei 4110 · g zentrifugiert und aus dem Überstand die Trypsinaktivität bestimmt. Die Messung erfolgte an einem Spektralfluorometer (KONTRON SFM 25) mit einem temperaturkontrollierten und computergesteuerten 4-fach Küvettenhalter bei einer Excitationswellenlänge von 380 nm und einer Emissionswellenlänge von 440 nm. Es wurden 100 µl Copepoden-Homogenat mit 500 µl Substrat (0,2 mmol) in Halbmikroküvetten (Quarzglas, Schichtdicke 10 mm) vermischt und die Emissionsänderung bei 30°C in fünf Intervallen alle zwei Minuten gemessen. Aus der Emissionsdifferenz pro Zeiteinheit kann mit Hilfe einer Eichkurve (Abb. 3.4) mit dem reinen Fluorophor (MCA) der Substratumsatz der Proben anhand der Regressionsgleichung berechnet werden. Die Trypsinaktivität wird dann als umgesetztes (hydrolysiertes) Substrat MCA in [nmol · min⁻¹] angegeben.

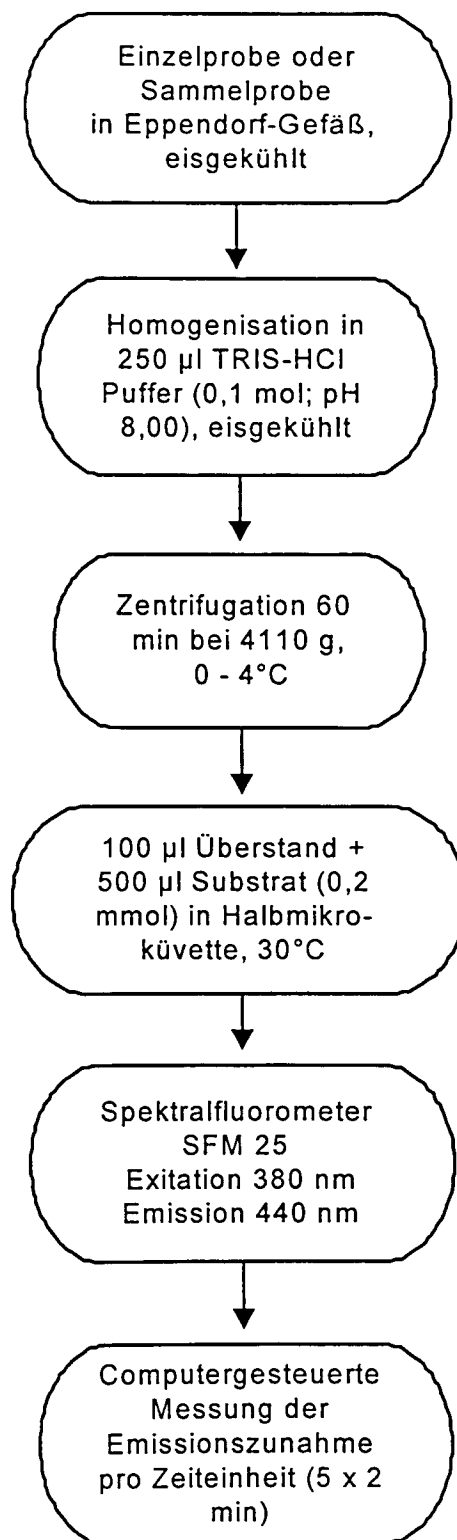


Abb. 3.3: Schema der fluoreszenzphotometrischen Aktivitätsmessung von Trypsin aus Copepoden-Homogenat

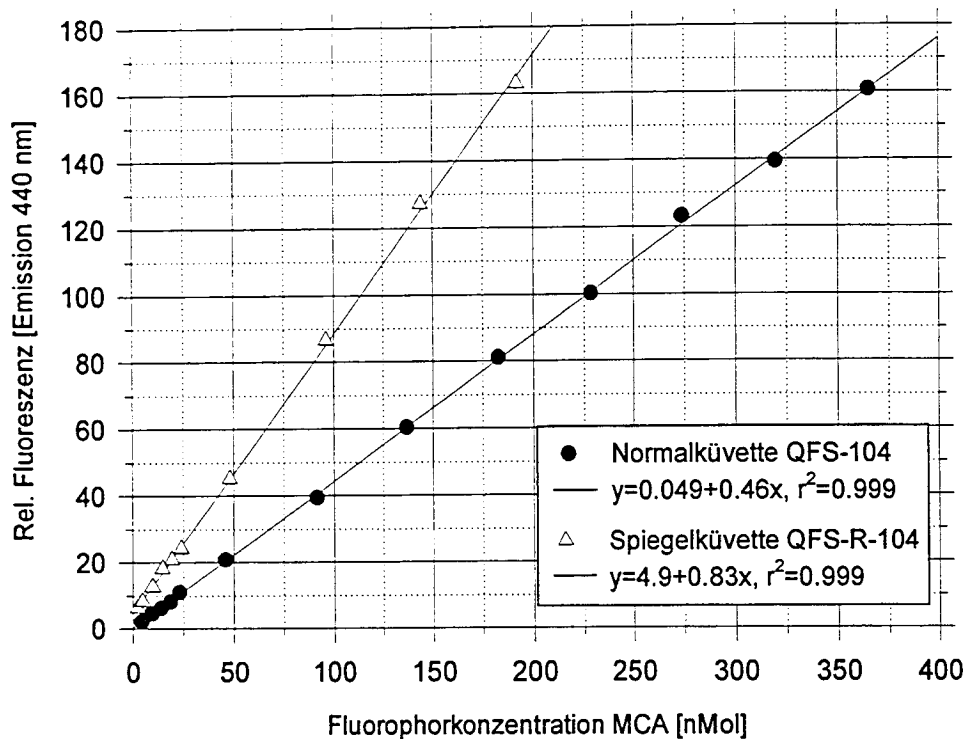


Abb. 3.4: Eichkurven mit dem reinen Fluorophor MCA und unterschiedliche Fluoreszenzausbeute bei der Verwendung normaler und verspiegelter Halbmikroküvetten (nach UEBERSCHÄR, pers. Mitt.)

3.6.1.3 Reproduzierbarkeit und Enzymkinetik

Eine Linearitäts- und Proportionalitätsprüfung der Trypsinaktivität sowie Versuche zur Enzymkinetik wurden von UEBERSCHÄR (1988) an Standardtrypsin und Fischlarven-Homogenaten durchgeführt. In dieser Studie wurde Copepodentrypsin aus einem Sammelhomogenat auf Proportionalität seiner Reaktion, einem Kriterium für die Reproduzierbarkeit der Methode, geprüft. Dazu wurden verschiedene Volumina dieses Copepodenhomogenats in ansteigender Menge (5-70 μ l) mit jeweils 500 μ l Substrat inkubiert. Mit TRIS-HCl-Puffer wurde das Gesamtvolumen in den Küvetten auf 600 μ l eingestellt.

Ferner wurde getestet, ob die von UEBERSCHÄR (1988) für Fischlarven ermittelte optimale Substratkonzentration von 0,2 mmol auch für die Messungen an Copepoden-Homogenaten geeignet war. Die Geschwindigkeit einer enzymatischen Hydrolyse ist nach Michaelis-Menten-Modell (1913) hyperbolisch von der Substratkonzentration abhängig. Mit steigender Substratkonzentration nimmt auch die Reaktionsgeschwindigkeit zu, bis sie sich hyperbolisch einem Grenzwert nähert. Die Maximalgeschwindigkeit wird erreicht, wenn alle Bindungsstellen am Enzym mit Substrat gesättigt sind (STRYER 1991). Da während der Hy-

drolyse Substrat verbraucht wird, ist es wichtig, deutlich im Sättigungsbereich des Enzyms zu arbeiten, um über das gesamte Experiment maximale Umsatzraten zu gewährleisten. Wird die Substratkonzentration deutlich über diesen Bereich hinaus gesteigert, kann eine Substrathemmung des Enzyms auftreten und die Aktivität schnell abnehmen. Zur Überprüfung der optimalen Substratkonzentration wurden feste Mengen des Copepodensammel-Homogenats mit ansteigenden Substratkonzentrationen ($1-55 \mu\text{g} = 4-220 \mu\text{mol}$) inkubiert. Über die Anpassung der Trypsinaktivitäten an eine Exponentialgleichung konnte der Sättigungsbereich charakterisiert werden.

In beiden Versuchen (Homogenatmenge und Substratkonzentration) wurde die Fluoreszenzausbeute der Substratderivate Z und BZ verglichen und die Affinität des Copepodentrypsins zum jeweiligen Substrat festgestellt.

3.6.1.4 Empfindlichkeitssteigerung der Analytik

In Vorversuchen wurden die Substratderivate Z und BZ auf ihre Empfindlichkeit gegenüber dem Copepodentrypsin im Vergleich zu einem Trypsinstandard (aus Rinderpankreas) getestet. Da mit dem Substrat BZ eine deutliche Steigerung der Empfindlichkeit bei dem Copepodentrypsin erzielt werden konnte, wurde dieses Substrat für alle weiteren Versuche verwendet.

Neben den normalen Halbmikroküvetten wurden die Vorversuche mit zweiseitig verspiegelten Halbmikroküvetten durchgeführt, was wiederum eine Empfindlichkeitserhöhung zur Folge hatte. Auch Abb. 3.4 macht die unterschiedlichen Ausbeuten der Fluoreszenz im Versuch mit dem reinen Flourophor MCA durch diese technische Verbesserung deutlich. In dieser Arbeit wurden deshalb für alle Messungen mit den Copepodentrypsinen die verspiegelten Küvetten verwendet.

3.6.1.5 Veränderung der Trypsinaktivität bei Nahrungsmangel

Es wurden Hungerversuche mit adulten Weibchen zweier Copepodenarten durchgeführt, um die zeitliche Veränderung der Enzymaktivität bei Nahrungsmangel zu untersuchen. Dazu wurden an Bord des Forschungsschiffes „Polarstern“ 200 Weibchen der Art *Oithona similis* und 100 Weibchen der Art *Pseudocalanus minutus* von St. 21 ($75^{\circ}\text{N } 13^{\circ}\text{W}$) in je 4 l GF/C-filtriertem Seewasser ($0,2 \mu\text{m}$) bei 5°C im Dunkeln inkubiert. Wasserwechsel fand einmal pro Woche statt. Beginn des Experiments war bei 0 Hungertagen (T_0). Danach wurden bei 5 (T_1), 15 (T_2) und 20 (T_3) Hungertagen Proben entnommen und zwar 25-40 Weibchen von *O. similis* und 15-20 Weibchen von *P. minutus*. Die aussortierten Tiere wurden für die späte-

re Trypsinaktivitätsmessung in Eppendorf-Reaktionsgefäßen bei -80°C tiefgefroren. Die Bestimmung der Verdauungsenzymaktivität erfolgte nach obigem Schema.

Zusätzlich wurde für diese Proben die spezifische Trypsinaktivität ermittelt und der Trypsinaktivität bezogen auf das Individuum gegenübergestellt. Die spezifische Aktivität ist die auf den Proteingehalt der jeweiligen Probe bezogene Enzymaktivität und findet in biologischen Studien häufig Verwendung (BÅMSTED 1988, DIEL 1989, HEAD & CONOVER 1983, HIRCHE 1979, 1981, MAYZAUD et al. 1984). Der Gehalt an wasserlöslichem Protein kann allerdings stark schwanken, besonders bei unterschiedlichem Nahrungsangebot (HARRIS et al. 1986), so daß in dieser Arbeit für alle weiteren Ergebnisse die Trypsinaktivität pro Individuum angegeben wird.

Signifikanztest

Mit dem Mann-Whitney U-Test (MANN & WHITNEY 1947), einem nicht-parametrischen Testverfahren, das Mediane vergleicht, wurden die ermittelten Trypsinaktivitäten der *O. similis* und *P. minutus* Weibchen auf signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) zwischen den Hungertagen hin überprüft.

3.6.1.6 Trypsinaktivitäten ausgewählter kleiner Copepodenarten - Kalibrierung der Feldproben

Die Trypsinaktivitäten verschiedener Stadien der vier kleinen Copepodenarten *Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *Pseudocalanus minutus* und *Microcalanus pygmaeus* aus unterschiedlichen Regionen wurden nach obigem Reaktionsschema bestimmt. Unterschiede in der Trypsinaktivität zwischen den Regionen wurden für jede Art und jedes Stadium (Weibchen, CV-Copepodite) mit dem Mann-Whitney U-Test (MANN & WHITNEY 1947) auf Signifikanz getestet. Darüberhinaus wurde untersucht, ob innerhalb einer Region zwischen den verschiedenen Stadien einer Art signifikante Unterschiede bezüglich den Trypsinaktivitäten bestehen.

Außerdem sollten die Feldprobendaten mit Hilfe der Ergebnisse aus den Laborexperimenten kalibriert werden, um den Ernährungszustand der Tiere aus dem Feld einschätzen zu können. Dazu wurde mit der mittleren Trypsinaktivität der *O. similis* und *P. minutus* Weibchen nach 20 Hungertagen (untere Grenze) und deren positiven Standardabweichung (obere Grenze) ein sogenannter „Hungerbereich“ festgelegt. Dieser wurde auf die Darstellung der Felddaten der Weibchen dieser Arten übertragen. Die Grenzen des Hungerbereichs wurden deshalb so gewählt, da zum einen nach 20 Hungertagen, dem Ende des Hungerexperiments, eine Nah-

rungsmangelsituation unter kontrollierten Bedingungen gegeben war. Zum anderen reichte die positive Standardabweichung als Obergrenze für eine qualitative Abschätzung der Ernährungslage aus, da alle Trypsinaktivitäten, die unterhalb dieses Bereichs liegen, mindestens ebenso ungünstige Futterbedingungen wie im Hungerexperiment zum Ausdruck bringen.

Die Kalibrierung von Feldproben mit Labordaten wurde von UEBERSCHÄR (1995) in ähnlicher Weise für Fischlarven durchgeführt und ermöglichte eine gute Abschätzung des Ernährungszustands der Feldproben. Ein Vergleich der Trypsinaktivitäten von Individuen aus natürlichen Bedingungen mit Labordaten, die unter kontrollierten Bedingungen für Individuen derselben Art aufgestellt wurden, wird auch von HARRIS et al. (1986) empfohlen.

3.6.2 Lipidanalytik

Lipide dienen Planktonorganismen in polaren Gebieten der höchst effektiven Energiekonservierung, wodurch das saisonal stark schwankende Nahrungsangebot abgepuffert werden kann (CLARKE 1983, HAGEN 1996). Über die Größe und Komposition des Lipidspeichers lassen sich die Stoffwechselaktivität und die Ernährungsweise der jeweiligen Individuen charakterisieren.

Die vier Copepodenarten *Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *Pseudocalanus minutus* und *Microcalanus pygmaeus* wurden auf ihren Gesamtlipidgehalt und die Lipidzusammensetzung untersucht.

3.6.2.1 Bestimmung des Gesamtlipidgehalts

Der Gesamtlipidgehalt ist der aus einer Probe extrahierbare Lipidanteil dargestellt in Prozent der Trockenmasse oder in $[\mu\text{g} \cdot \text{Individuum}^{-1}]$. Der Gesamtlipidgehalt wurde mit der gravimetrischen Methode nach FOLCH et al. (1957) bestimmt, die 95-99% der Lipide aus dem Gewebe extrahiert (CHRISTIE 1982). Es können jedoch Ganglioside sowie einige Glykolipide mit der wässrigen Phase verloren gehen. Als Extraktionsmittel diente ein Dichlormethan/Methanol-Gemisch im Verhältnis 2:1 (Volumen : Volumen), mit 0,01% Butylhydroxytoluol (BHT) als Antioxidanz vermischt. Bei der Extraktion wird nach HAGEN (1988) mit einigen Modifikationen verfahren. In Abb. 3.5. ist der schematische Ablauf dargestellt: Die bei -80°C gelagerten Sammelproben wurden auf Eis aufgetaut und die im Extraktionsmittel (6 ml) befindlichen Copepoden mit diesem in ein eisgekühltes POTTER-Homogenisiergefäß überführt. Im ersten Extraktionsschritt wurden die Proben eineinhalb Minuten bei 1200 Umdrehungen/min mit einem Teflonkolben im Homogenisator POTTER S (Braun)

und danach 30 Sekunden im Ultraschallhomogenisator (Braun) zerkleinert. Die Flüssigkeit wurde in ein Zentrifugenglas dekantiert und auf Eis gestellt. Dem im Homogenisiergefäß verbliebenen Gewebehomogenat wurden im zweiten Extraktionsschritt 2 ml Dichlormethan/Methanol zugefügt und nochmals dem obigen Verfahren unterworfen. Der Extrakt wurde dem Zentrifugenglas hinzugefügt und mit 2 ml (ein Viertel des Lösungsmittelvolumens) 0,88%iger KCl-Lösung versetzt und kräftig geschüttelt. Nach Absetzen der Flüssigkeit wurde zehn Minuten bei $2120 \cdot g$ (4000 U/min) in einer Kühlzentrifuge (HERAEUS) bei 0° bis $2^{\circ}C$ zentrifugiert, so daß sich wäßrige und organische Phase voneinander trennten. In der Grenzschicht der beiden Phasen befanden sich die Gewebeteile als gepreßtes Plättchen. Nun wurde die obere wäßrige Phase mit einer Pasteurpipette abgesaugt und verworfen, die untere organische Phase mit dem extrahierten Lipid quantitativ in ein vorgewogenes Probenglas überführt. Nach Abdampfen des Lösungsmittels mit Stickstoff und 30-minütigem Trocknen im evakuierten Exsikkator wurde das Probenglas auf einer elektronischen Waage (SARTORIUS 1712, Genauigkeit $\pm 0,01$ mg) gewogen. Die Gesamtlipidmasse ergibt sich nach Abzug der Glasmasse. Für die Korrektur wurden stets drei Referenzgläsern mitgewogen. Anschließend wurden 2 ml Extraktionsmittel in das Probenglas gegeben, welches die Lipide aufnahm, und die Luft zur Vermeidung von Oxidationsprozessen mit Stickstoff verdrängt. Die Extrakte wurden bis zur weiteren Bearbeitung bei $-80^{\circ}C$ tiefgefroren.

Flußdiagramm:

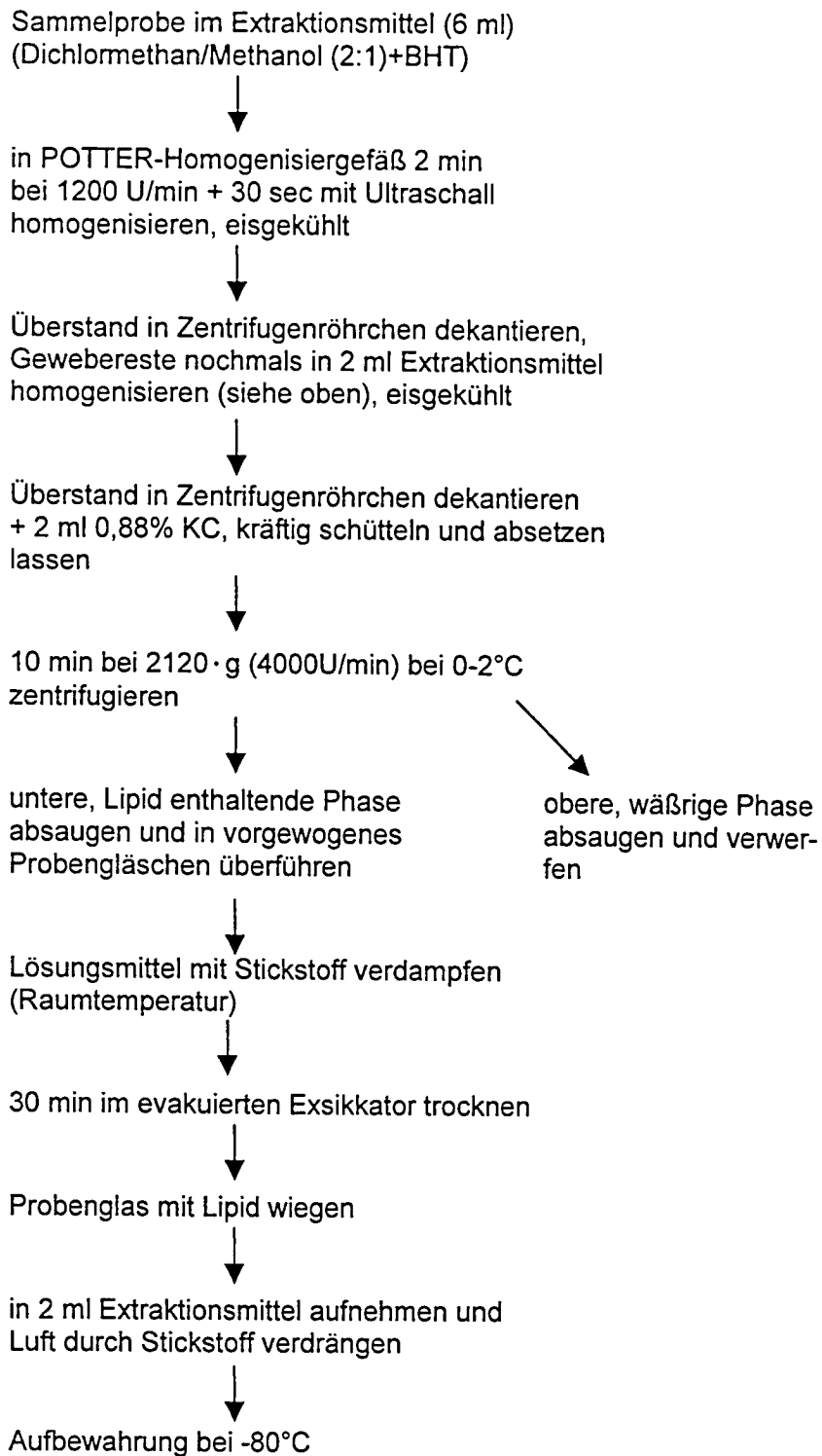


Abb. 3.5: Schema der Lipidextraktion (verändert nach HAGEN 1988)

3.6.2.2 Bestimmung der Fettsäuren und Fettalkohole

Mit Hilfe der Gaschromatographie erfolgte die Analyse der Fettsäuren und Fettalkoholen. Hierbei wurde nach der Methode von KATTNER & FRICKE (1986) verfahren. Das Prinzip der Methodik beruht auf der unterschiedlichen Verdampfbarkeit und Löslichkeit der einzelnen Lipidbestandteile, die eine Trennung der Komponenten ermöglicht.

Zur Analyse des Gesamtlipidextrakts im Gaschromatographen ist es erforderlich, mit 3%-iger Schwefelsäure die Lipide zu hydrolysieren und die Fettsäuren zu transmethylieren (umzu-estern). Die erhaltenen Fettsäuremethylester und Alkohole werden mit Aqua bidest. und Hexan extrahiert und nach dem Entfernen der wässrigen Phase wird 1 µl des transmethylierten Lipidextrakts in den Gaschromatographen injiziert. Im Gaschromatograph befindet sich eine Säule, die ein inertes Trägergas und eine Flüssigkeit mit hohem Siedepunkt, die sogenannte stationäre Phase, enthält. Der Gesamtlipidextrakt wird bei hohen Temperaturen verdampft und mit Hilfe des inerten Trägergases (Helium) durch die Säule im Gaschromatographen transportiert. Die Auftrennung der einzelnen Lipidbestandteile erfolgt über ein temperaturgesteuertes Computerprogramm (Starttemperatur: 165°C, Endtemperatur 240°C), das sich die unterschiedlichen Siedepunkte und Löslichkeiten (Wasserstoffbrücken-Bildung) der Fettsäuren und Fettalkohole zu Nutze macht.

Ein mit dem Gaschromatographen gekoppelter Integrator wandelt die Signale vom Flammionisationsdetektor in Chromatogramme um, wobei die Lipidmengen den Gipfelflächen der Chromatogramme direkt proportional sind und die relative Fettalkohol- und Fettsäurezusammensetzung direkt bestimmt werden kann. Zur Identifizierung der Gipfel diente ein Referenzstandard (Marinol: Fischöl, Liste 4 im Anhang) und der Vergleich der relativen Retentionszeiten.

4 Ergebnisse

4.1 Zusammensetzung des Mesozooplanktons

Insgesamt wurden 131 taxonomische Kategorien inklusive Entwicklungsstadien unterschieden. Diese setzten sich aus 40 Arten mit bis zu fünf Stadien pro Art, drei Gattungen und vierzehn höheren Taxa zusammen. 112 der Kategorien und 34 Arten entstammten den Copepoda. Tabelle 4.1 zeigt eine Auflistung aller Kategorien.

Tab. 4.1: Liste aller taxonomischen Kategorien mit Entwicklungsstadien (CI-CIII: Copepodite, W: Weibchen, M: Männchen, n.u.: Stadien nicht unterschieden)

Kategorie	Stadien	Kategorie	Stadien
Copepoda: Gymnoplea, Calanoida:		Copepoda: Podoplea:	
<i>Aetideopsis minor</i>	CV, W, n.u.	Harpacticoida	n.u.
<i>Aetideopsis rostrata</i>	n.u.	<i>Oithona atlantica</i>	CI-CV, W
<i>Augaptilus glacialis</i>	CIV, M	<i>Oithona similis</i>	CI-CV, W, M
<i>Calanus finmarchicus</i>	CI-CIII, CIV, CV, W, M	<i>Oncaea</i> spp.	n.u.
<i>Calanus glacialis</i>	CI-CIII, CIV, CV, W, M	<i>Oncaea borealis</i>	CI-CV, W, M
<i>Calanus hyperboreus</i>	CI-CIII, CIV, CV, W	<i>Mormonilla polaris</i>	CI-CV, W
<i>Chiridus obtusifrons</i>	n.u.		
<i>Gaetanus brevispinus</i>	n.u.	andere Crustacea:	
<i>Gaetanus tenuispinus</i>	CIV, W, n.u.	Nauplien indet.	n.u.
<i>Haloptilus acutifrons</i>	W	Ostracoda	n.u.
<i>Heterorhabdus norvegicus</i>	CI-CIII, CIV, CV, W, M	<i>Eurycope inermis</i>	n.u.
<i>Metridia longa</i>	CI-CIII, CIV, CV, W, M	Amphipoda indet.	n.u.
<i>Metridia lucens</i>	CV, W	<i>Themisto</i> spp.	n.u.
<i>Microcalanus pygmaeus</i>	CI-CIII, CIV, CV, W, M	<i>Gammarus wilkitzkii</i>	n.u.
<i>Microcalanus pusillus</i>	W	<i>Thysanoessa inermis</i>	n.u.
<i>Pareuchaeta</i> spp.	CI, CII, CIII, CIV, n.u.	<i>Thysanoessa longicaudata</i>	n.u.
<i>Pareuchaeta barbata</i>	n.u.	Mysidacea	n.u.
<i>Pareuchaeta glacialis</i>	n.u.	<i>Hymenodora glacialis</i>	n.u.
<i>Pareuchaeta norvegica</i>	n.u.		
<i>Pareuchaeta polaris</i>	n.u.	andere Taxa:	
<i>Pseudocalanus minutus</i>	CI-CIII, CIV, CV, W	<i>Limacina helicina</i>	n.u.
<i>Pseudochirella elongata</i>	n.u.	Chaetognatha indet.	n.u.
<i>Scaphocalanus brevicornis</i>	CI-CIII, CIV, CV, W, M	<i>Oikopleura</i> sp.	n.u.
<i>Scaphocalanus magnus</i>	CI-CIII, CIV, CV, W, M	Hydromedusae indet.	n.u.
<i>Scolecithricella minor</i>	CIV, CV, W, M	<i>Aglantha digitale</i>	n.u.
<i>Spinocalanus</i> spp.	CI-CIII	Siphonophora	n.u.
<i>Spinocalanus antarcticus</i>	CI-CIII, CIV, CV, W	<i>Beroe</i> sp.	n.u.
<i>Spinocalanus brevicaudatus</i>	CI-CIII, CIV, CV, W	Polychaeta indet.	Larval
<i>Spinocalanus longicornis</i>	CI-CIII, CIV, CV, W, M	Foraminifera indet.	n.u.
<i>Spinocalanus longispinus</i>	CI-CIII, CIV, CV, W, M		
<i>Temorites brevis</i>	CV, W, M		
<i>Undinella oblonga</i>	n.u.		
<i>Xanthocalanus</i> sp.	CIV, CV, n.u.		
Calanoida indet.	CI-CIII, CIV, CV		

4.2 Gesamtabundanzen und Gesamtbiomassen

Die Gesamtabundanzen und Gesamtbiomassen der vier Multinetzstationen sind in Abb. 4.1a und b dargestellt. Die Stationen befinden sich alle in der westlichen Grönlandsee bei 75° nördlicher Breite und reichen vom Grönlandbecken (St. 19 und 21) auf den Ostgrönlandschelf (St. 23 und 24). Eine Arten-/Stationsliste (Liste 1) mit den Abundanzen aller Kategorien, sowie eine Liste der mittleren Individualmassen ausgewählter Copoepodenarten und deren Quellen für die Biomasseberechnung (Liste 2) befinden sich im Anhang.

Die Gesamtabundanz von St. 19 betrug $34 \cdot 10^4 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$, die Gesamtbiomasse $13 \text{ g TM} \cdot \text{m}^{-2}$. Das Profil von Station 19 macht eine starke Aggregation sowohl der Gesamtabundanz (Abb. 4.1a) als auch der Gesamtbiomasse (Abb. 4.1b) in den oberen zweihundert Metern deutlich, die 81% der Gesamtabundanz und 76% der Gesamtbiomasse enthalten. Die oberen 50 Meter zeigen mit $5401 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-3}$ und $132 \text{ mg TM} \cdot \text{m}^{-3}$ viel höhere Konzentrationen als die darunterliegenden Schichten. Dies war gleichzeitig die höchste aller ermittelten Individuenzahlen und der höchste ermittelte Biomassewert aller untersuchten Stationen. Den Hauptanteil an der Abundanz der oberen 50 Meter hatten hier vor allem Nauplien (55%) und die kleine Copepodenart *Oithona similis* (35%). In den sich anschließenden beiden Schichten (50-100 m und 100-200 m) stellten sie zusammen mit den anderen kleinen Copepodenarten *Oncaea borealis*, *Pseudocalanus minutus* und *Microcalanus pygmaeus* 94% der Abundanz. Die Biomasse wurde an der Oberfläche (0-50 m) von der großen Copepodenart *Calanus hyperboreus* mit 78% dominiert. In den sich anschließenden 50-100 Meter hatte die ebenfalls größere calanoide Copepodenart *Metridia longa* mit 29% den größten Anteil der Copepoden an der Gesamtbiomasse. Diese Dominanz innerhalb der Copepoden behielt *M. longa* auch in der Schicht zwischen 100 und 200 m bei (24% der Gesamtbiomasse).

Die Gesamtabundanz (Abb. 4.1a) und die Gesamtbiomasse (Abb. 4.1b) auf Station 21 betrugen $13 \cdot 10^4 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ bzw. $10 \text{ g TM} \cdot \text{m}^{-2}$, wovon 57% der Abundanz und 59% der Biomasse auf die oberen 200 m entfielen. Die Verteilung war somit ebenfalls oberflächenkonzentriert, zeigte aber eine gleichmäßigere Abnahme von Abundanz und Biomasse mit der Tiefe als St. 19. Die oberen 50 m von St. 21 wurden in der Abundanz von den kleinen Copepodenarten *Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *Pseudocalanus minutus* und *Microcalanus pygmaeus*, sowie von Nauplien dominiert (75%), in der Biomasse von *C. hyperboreus* (>80%) und in geringerem Maße von *C. finmarchicus* (>15%). In der darunterliegenden Schicht betrug der Anteil von *C. hyperboreus* 77% der Biomasse und der Anteil von *C. finmarchicus* 29%.

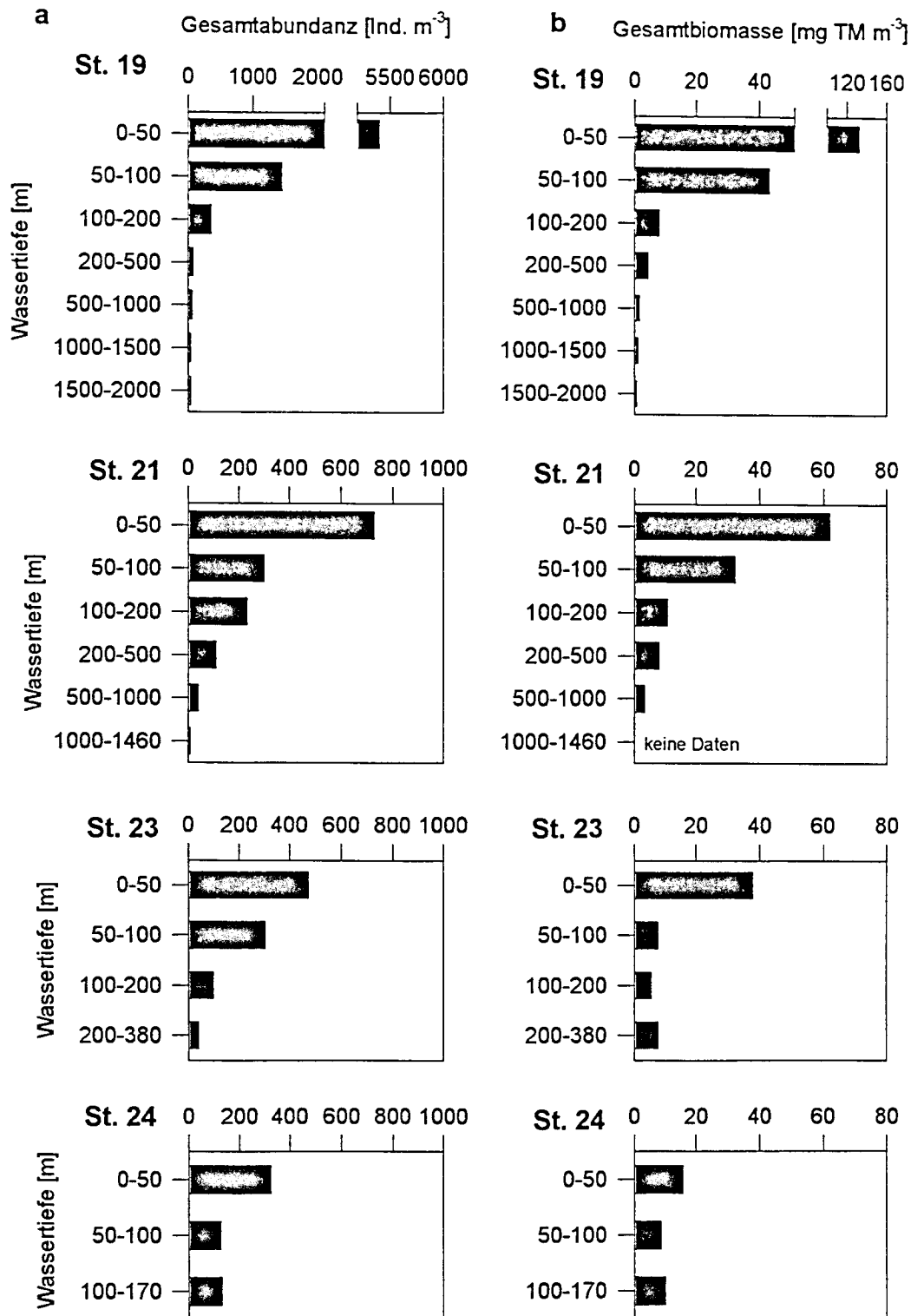


Abb. 4.1: Vertikale Verteilung der Gesamtabundanz [Ind. $\cdot \text{m}^{-3}$] (a) und Gesamtbiomasse [mg TM $\cdot \text{m}^{-3}$] (b) auf den Stationen des 75°N Transekts

Die Gesamtabundanz von St. 23 betrug $5,5 \cdot 10^4$ Ind. \cdot m⁻², die Gesamtbiomasse 4 g TM \cdot m⁻², wovon 88% der Gesamtabundanz und 67% der Gesamtbiomasse in den oberen 200 m konzentriert waren. Die vertikale Verteilung der Gesamtabundanz (Abb. 4.1a) von Station 23 entsprach dem vorangegangenen Trend einer relativ gleichmäßigen Abnahme der Werte mit der Wassertiefe. Anders hingegen verhielt sich die Verteilung der Gesamtbiomasse (Abb. 4.1b) mit der Tiefe, die einer Aufteilung der Biomasse zwischen der Oberflächenschicht (45%) und den sich anschließenden Wasserschichten. Die kleinen Copepodenarten (*Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *Pseudocalanus minutus* und *Microcalanus pygmaeus*) dominierten mit 57% die Abundanz der oberen 50 m. *C. finmarchicus* (50%) dominierte zusammen mit *C. hyperboreus* (42%) die Biomasse der oberen 50 m. In den sich anschließenden Schichten (50-100 m und 100-200 m) waren die Anteile von *C. finmarchicus* an der Gesamtbiomasse ebenfalls größer als die von *C. hyperboreus*.

Die Gesamtabundanz betrug auf St. 24 $3,1 \cdot 10^4$ Ind. \cdot m⁻², die Gesamtbiomasse 2 g TM \cdot m⁻². Die vertikale Verteilung von Gesamtabundanz und -biomasse sowie deren Zusammensetzungen unterschieden sich von den vorangegangenen (Abb. 4.1a, b). Hier muß die geringe Tiefe berücksichtigt werden. Die Vertikalverteilung entspricht einer Aufteilung der Werte zwischen den oberen 50 m (52% der Gesamtabundanz, 41% der Gesamtbiomasse) und den beiden folgenden Tiefenintervallen 50-100 m und 100-170 m. Abundante Vertreter der oberen 50 m waren *Oithona similis* (37%) und Nauplien (33%). Die Biomasse der Oberflächenschicht wurde von *C. finmarchicus* dominiert (64%). *C. hyperboreus* war auf dieser Station nur in relativ geringer Abundanz und Biomasse vorhanden (<10%).

Ein Vergleich zwischen den oberen 200 Meter der Becken- und Schelfstationen zeigte, daß sich sowohl Abundanz als auch Biomasse vom tiefen Grönlandbecken hin zum flachen Ostgrönlandshelf deutlich verringerten (Tab. 4.2). Kleine Copepoden (*O. similis*, *O. borealis*, *P. minutus*, *M. pygmaeus*) und Nauplien (wahrscheinlich *Calanus* sp.) dominierten die Abundanz, große calanoide Copepoden (*C. hyperboreus*, *C. finmarchicus*, *Metridia longa*) die Biomasse. *Calanus glacialis*, die dritte im Untersuchungsgebiet vorkommende *Calanus*-Art hatte nur sehr geringe Anteile an den Abundanzen (<3%) der oberen 200 m. Der Biomasseanteil dieser Art steigerte sich in den oberen 200 m jedoch von 2% im Osten auf 6% im Westen.

Tab. 4.2: Vergleich der von 0-200 m integrierten Abundanzen und Biomassen auf den Stationen des 75°N Transektiv

Station	19	21	23	24
Abundanz [10^4 Ind. \cdot m $^{-2}$]	37,8	7,4	4,9	3,1
Biomasse [g TM \cdot m $^{-2}$]	10	6	3	2



4.3 Gemeinschaftsanalyse

Für die multivariate Gemeinschaftsanalyse wurde die Distanzmatrix aus 20 Objekten (Proben der einzelnen Tiefenstufen) mit 55 Attributen (Arten und höhere Taxa) berechnet. Mit einer einseitigen (one-way) Similaritätsanalyse ANOSIM wurden im ersten Permutationsverfahren die zu drei Gruppen zusammengefaßten Tiefenstufenproben auf signifikante Unterschiede hin getestet. Dabei wurde *a priori* festgelegt, daß die Proben den Gruppierungen Oberfläche (0-50 m), Mitte (50-500 m bzw. Boden) und Tiefe (500-2000 m bzw. Boden) entstammen. Die statistische Analyse ergab signifikante Unterschiede zwischen den Tiefenstufen auf einem Signifikanzniveau von $p < 0,1\%$ (globaler Test). Somit konnte die Nullhypothese, daß alle Tiefenstufen-Proben einer Grundgesamtheit angehören, abgelehnt werden. Der bestimmende Faktor in der Anordnung der Proben war die Tiefenzonierung.

In einem zweiten Permutationsverfahren wurde getestet, ob neben dem Tiefenunterschied auch ein signifikanter regionaler Unterschied zwischen den Proben aus dem Grönlandseebecken und den Proben vom Ostgrönlandschelf besteht. Hierbei wurden die die Tiefenproben (500-2000 m bzw. Bodennähe) von Station 19 und 21 nicht berücksichtigt. Die Similaritätsanalyse ergab hierfür keine signifikanten Unterschiede.

Im MDS-Plot werden die Objekte entsprechend ihrer Ähnlichkeit angeordnet, wobei die Entfernung zwischen zwei Objekten größer ist, je unähnlicher sie sich sind. Das Ergebnis der Multidimensionalen Skalierung (MDS), der MDS-Plot, ist in Abb. 4.2 dargestellt. A, B, C und D stehen hierbei für St. 19, 21, 23 und 24, die Zahlen 1-7 spiegeln die einzelnen Tiefenstufen von der Oberfläche bis zum Boden wider. Die Begrenzungen wurden aus der Similaritätsanalyse ANOSIM übertragen und entsprechen den Gruppierungen Oberfläche, Mitte und Tiefe.

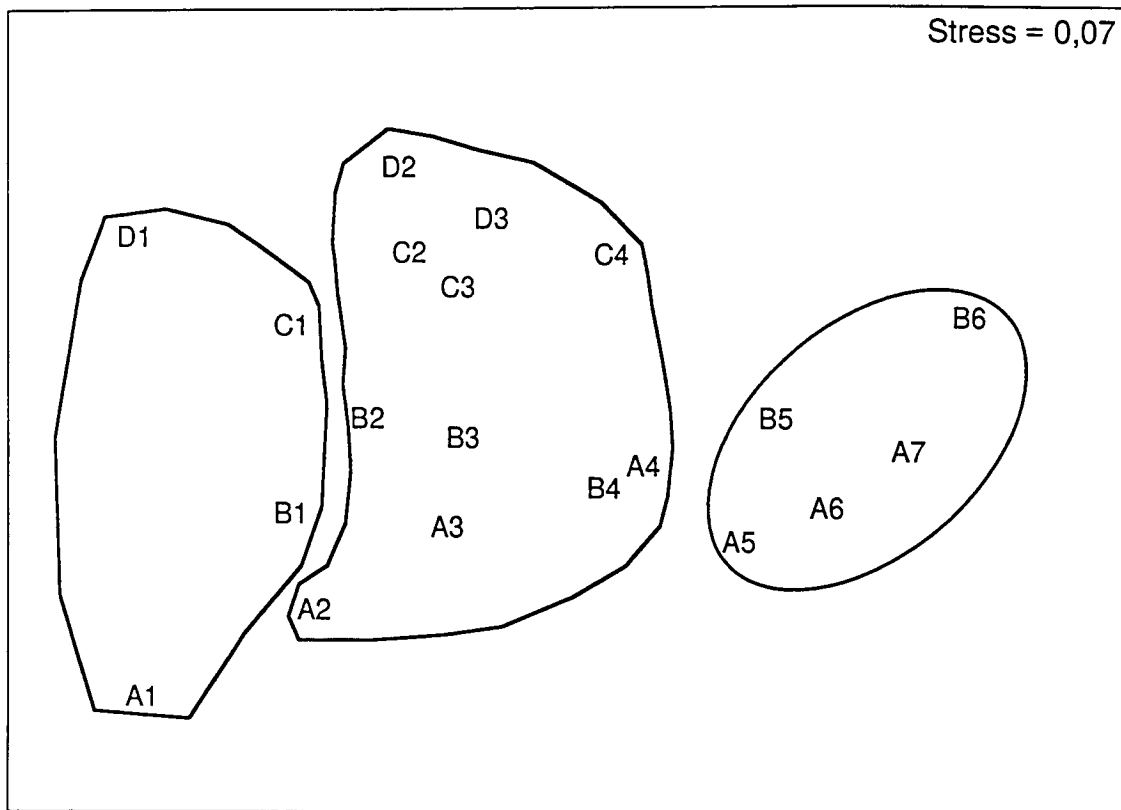


Abb. 4.2: Multidimensionale Skalierung (MDS-Plot) der Tiefenstufenproben des 75°N Transeks (A: St. 19, B: St. 21, C: St. 23, D: St. 24; 1: 0-50 m, 2: 50-100 m, 3: 100-200 m, 4: 200-500 m, 5: 500-1000 m, 6: 1000-1500 m, 7: 1500-2000 m). Die Begrenzungen entsprechen den in der Similaritätsanalyse festgelegten Gruppierungen Oberfläche (0-50 m), Mitte (50-500 m bzw. Boden) und Tiefe (500-2000 m bzw. Boden)

Die vorliegende Darstellung zeigt die Ähnlichkeit der Proben entsprechender Tiefenstufe. Sie wurden jeweils benachbart abgebildet. Die Unähnlichkeit zwischen den flachen (A1, B1, C1, D1) und den tiefen Proben (A5-A7, B5, B6) wird durch die großen Distanzen im MDS-Plot deutlich. Die Abgrenzung der mittleren Proben (2-4) von den flachen (1) bzw. tiefen Proben (5-7) ist innerhalb einer Station (z.B. D: St. 24) deutlicher als zwischen den Stationen (z.B. A und B: St. 19 und 21). Einen Tiefengradienten kann man in der Darstellung etwa entlang der horizontalen Achse erkennen. Der kleine Streßfaktor von 0,07 zeigt die sehr gute zweidimensionale Abbildung der realen mehrdimensionalen Situation an. Die Darstellung bestätigte die *a priori* festgelegte Einteilung der Proben nach Tiefenhorizonten.

Weiter ist zu erkennen, daß die Proben etwa entlang der vertikalen Achse nach Stationen angeordnet sind, entsprechend den Unähnlichkeiten zwischen den Stationen. Hierbei sind die

Beckenstationen 19 und 21 (A und B) von den Stationen 23 und 24 (C und D) auf dem Ostgrönlandschelf im MDS-Plot räumlich voneinander getrennt.

Zusammenfassend ergab die Gemeinschaftsanalyse eine Unterteilung der Proben nach Tiefenhorizonten in drei Gruppen. Darüberhinaus waren regionaler Unterschiede erkennbar, jedoch nicht signifikant. In dieser Gruppierung der Multinetzfänge spiegelte sich auch das hydrographische System mit seinen unterschiedlichen Wassermassen (Oberflächen-, Zwischen- und Tiefenwasser) wider. Die Begrenzung der Tiefengruppierung entspricht jedoch nicht genau der Begrenzung der Wassermassen. Die als charakteristisch für die jeweiligen Tiefenstufen bekannten Arten waren vorhanden. Im Oberflächwasser (0-ca. 80 m) waren dies kleine cyclopoide Copepoden, Nauplien, große calanoide Copepoden und Appendicularien (Liste 1 im Anhang). Im Zwischenwasser (ca. 80-800 m) gewannen kleine calanoide Copepoden an Bedeutung, sowie carnivore Copepoden (Aetideidae, Euchaetidae) und Chaetognathen. Im Tiefenwasser (ca. 800-Boden) traten Vertreter aus den Familien der Aetideidae, Scolecithricidae, Euchaetidae auf, sowie Cnidaria.

4.4 Artenzahl, Diversität, Äquität

Zur Charakterisierung der mit der MDS herausgearbeiteten Gemeinschaftsgruppen wurde für jede Tiefenstufen-Probe Artenzahl, Diversität und Äquität bestimmt. Es wurde getestet, ob zwischen den Proben der festgelegten Gruppierungen signifikante Unterschiede ($p < 5\%$) hinsichtlich dieser Parameter bestehen. Der nicht-parametrische H-Test nach Kruskal & Wallis ergab signifikante Unterschiede zwischen den Gruppierungen bezüglich Artenzahl und Diversität ($p < 5\%$), jedoch nicht im Hinblick auf die Äquität ($p > 5\%$). Die Artenzahlen, Diversitäts- und Äquitäts-Parameter der einzelnen Proben sind in Tab. 4.3 aufgeführt.

Die Gruppierung Oberfläche wies mit 19 Arten die geringste mittlere Artenzahl (S) auf. Diese stieg von 23 in der mittleren Tiefengruppierung auf 34 in der unteren Tiefengruppierung. Ebenso verhielt es sich mit dem Diversitätsindex (H'), der von 1,41 im Mittel an der Oberfläche über 1,75 in der Gruppierung Mitte auf 1,90 in der Gruppierung Tiefe anstieg. Die größte Diversität (2,35) fand sich hierbei auf Station 21 im untersten Tiefenintervall (1000 m-Boden).

Die Äquität (E) zeigte ein eher einheitliches Bild zwischen 0,49 und 0,56 (arithmetisches Mittel), d.h. daß das Muster der Individuenverteilung auf die verschiedenen Arten in den einzelnen Gruppierungen sehr ähnlich war. Die Gruppierung Mitte wies den größten Wert auf, und die Diversität hauptsächlich durch die Artenzahl bestimmt wurde. Da sich die Di-

versität und die Artenzahl signifikant mit der Tiefe änderten, die Äquität jedoch nicht, wurde die Diversität hauptsächlich durch die Artenzahl bestimmt.

Tab. 4.3: Charakterisierung der Gruppierungen hinsichtlich Artenzahl (S), Diversität (H') und Äquität (E). (A, B, C, D: St. 19, 21, 23, 24; 1: 0-50 m; 2, 3, 4: 50-500 m bzw. Boden; 5, 6, 7: 500-2000 m bzw. Boden)

Gruppierung	Probe	S	H'	E
Oberfläche	A1	19	1,11	0,38
	B1	21	1,47	0,48
	C1	21	1,59	0,52
	D1	13	1,45	0,57
Mitte	A2	20	1,68	0,56
	A3	23	1,56	0,50
	A4	33	2,05	0,59
	B2	18	1,70	0,59
	B3	26	1,91	0,59
	B4	31	1,91	0,56
	C2	21	1,33	0,44
	C3	21	1,71	0,56
	C4	24	2,19	0,69
	D2	16	1,63	0,59
	D3	20	1,59	0,53
Tiefe	A5	30	1,86	0,56
	A6	35	1,64	0,46
	A7	33	1,50	0,43
	B5	38	2,16	0,59
	B6	34	2,35	0,67

4.5 Bedeutung kleiner Copepodenarten

Die Bedeutung von vier kleinen Copepodenarten für die Zooplanktongemeinschaften der im MDS-Plot ermittelten Gruppierungen wurde untersucht. Dabei handelt es sich um *Oithona similis* (Cyclopoida), *Oncaea borealis* (Poecilostomatida), *Pseudocalanus minutus* (Calanoida) und *Microcalanus pygmaeus* (Calanoida). Die relativen Anteile dieser Arten an der Gesamtabundanz und der Gesamtbiomasse der jeweiligen Gruppierung wurden berechnet und in Abb. 4.3a und b dargestellt.

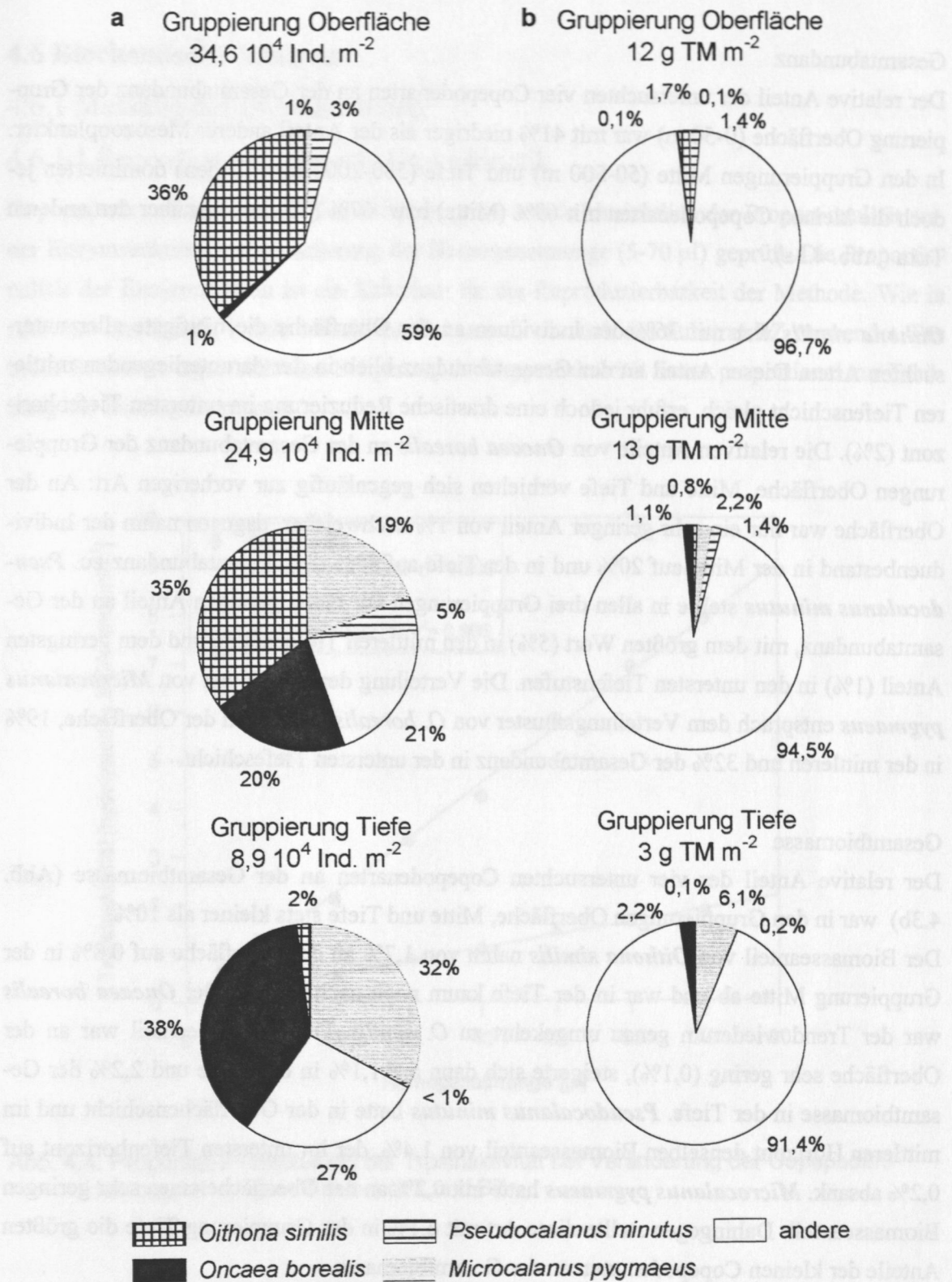


Abb. 4.3: Relative Anteile der kleinen Copepodenarten *Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *Pseudocalanus minutus* und *Microcalanus pygmaeus* an der Gesamtabundanz [$\text{Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$] (a) und Gesamtbiomasse [$\text{g TM} \cdot \text{m}^{-2}$] (b) der Gruppierungen Oberfläche, Mitte und Tiefe

Gesamtabundanz

Der relative Anteil der untersuchten vier Copepodenarten an der Gesamtabundanz der Gruppierung Oberfläche (0-50 m) war mit 41% niedriger als der Anteil anderer Mesozooplankter. In den Gruppierungen Mitte (50-500 m) und Tiefe (500-2000 bzw. boden) dominierten jedoch die kleinen Copepodenarten mit 69% (Mitte) bzw. 67% (Tiefe) gegenüber den anderen Taxa (Abb. 4.3a).

Oithona similis war mit 36% der Individuen an der Oberfläche die häufigste aller untersuchten Arten. Dieser Anteil an der Gesamtabundanz blieb in der darunterliegenden mittleren Tiefenschicht gleich, erfuhr jedoch eine drastische Reduzierung im untersten Tiefenhorizont (2%). Die relativen Anteile von *Oncaea borealis* an der Gesamtabundanz der Gruppierungen Oberfläche, Mitte und Tiefe verhielten sich gegenläufig zur vorherigen Art: An der Oberfläche war nur ein sehr geringer Anteil von 1% nachweisbar, dagegen nahm der Individuenbestand in der Mitte auf 20% und in der Tiefe auf 38% der Gesamtabundanz zu. *Pseudocalanus minutus* stellte in allen drei Gruppierungen nur einen geringen Anteil an der Gesamtabundanz, mit dem größten Wert (5%) in den mittleren Tiefenstufen und dem geringsten Anteil (1%) in den untersten Tiefenstufen. Die Verteilung der Individuen von *Microcalanus pygmaeus* entsprach dem Verteilungsmuster von *O. borealis* mit 1% an der Oberfläche, 19% in der mittleren und 32% der Gesamtabundanz in der untersten Tiefenschicht.

Gesamtbiomasse

Der relative Anteil der vier untersuchten Copepodenarten an der Gesamtbiomasse (Abb. 4.3b) war in den Gruppierungen Oberfläche, Mitte und Tiefe stets kleiner als 10%.

Der Biomasseanteil von *Oithona similis* nahm von 1,7% an der Oberfläche auf 0,8% in der Gruppierung Mitte ab und war in der Tiefe kaum noch nachweisbar. Bei *Oncaea borealis* war der Trend wiederum genau umgekehrt zu *O. similis*. Der Biomasseanteil war an der Oberfläche sehr gering (0,1%), steigerte sich dann auf 1,1% in der Mitte und 2,2% der Gesamtbiomasse in der Tiefe. *Pseudocalanus minutus* hatte in der Oberflächenschicht und im mittleren Horizont denselben Biomasseanteil von 1,4%, der im untersten Tiefenhorizont auf 0,2% absank. *Microcalanus pygmaeus* hatte mit 0,2% an der Oberfläche einen sehr geringen Biomasseanteil. Dahingegen stellte diese Art mit 6,1% in der Gruppierung Tiefe die größten Anteile der kleinen Copepodenarten an der Gesamtbiomasse.

4.6 Biochemische Analysen

4.6.1 Messung der Trypsinaktivität

4.6.1.1 Reproduzierbarkeit und Enzymkinetik

Copepodentrypsin aus einem Sammelhomogenat wurde hinsichtlich der Proportionalität seiner Enzymreaktion durch Variierung der Homogenatmenge (5-70 µl) geprüft. Die Proportionalität der Enzymreaktion ist ein Kriterium für die Reproduzierbarkeit der Methode. Wie in Abb. 4.4 ersichtlich, wurde sowohl das Substrat Z als auch das Substrat BZ verwendet. Für beide Substrate ergab sich eine Steigerung der Trypsinaktivität linear proportional zur Erhöhung der Homogenatmenge.

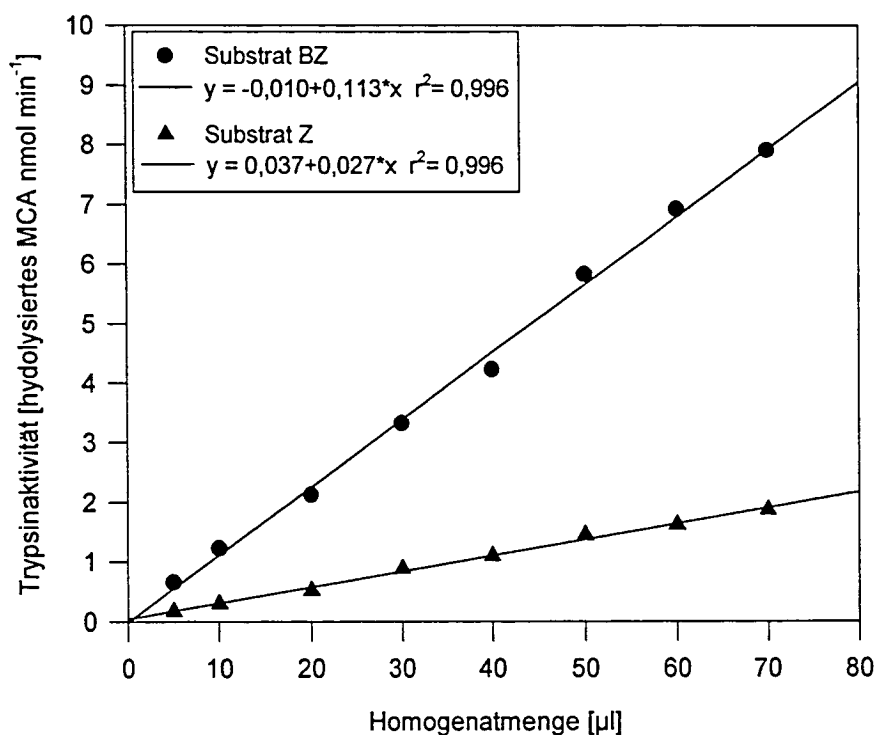


Abb. 4.4: Proportionalitätsprüfung der Trypsinaktivität bei Veränderung der Copepoden-Homogenatmenge mit Substrat Z und BZ

Um zu prüfen, ob die von UEBERSCHÄR (1988, 1995) bei Messungen an Fischlarven ermittelte optimale Substratkonzentration von 0,2 mmol für Standardtrypsin auch für das Copepoden-Homogenat geeignet war, wurden die Substrate Z und BZ in verschiedenen Konzentrationen mit dem Copepoden-Homogenat inkubiert. Der Verlauf der Aktivitäten ist in

Abb. 4.5 dargestellt. Die Meßwerte folgten dem von Michaelis-Menten beschriebenen hyperbolischen Verlauf. Bereits ab 60-70 μmol trat eine Sättigung auf. Eine Substrathemmung war bis zur maximalen Konzentration von 220 μmol (0,22 mmol) nicht erkennbar, so daß die von UEBERSCHÄR (1988, 1995) ermittelte optimale Konzentration von 0,2 mmol für alle Messungen mit dem Copepodentrypsin und dem Trypsinstandard verwendet wurde. Durch die Vermischung von Homogenat bzw. Standard und Substratlösung verringerte sich die Endkonzentration in der Küvette auf 0,17 mmol.

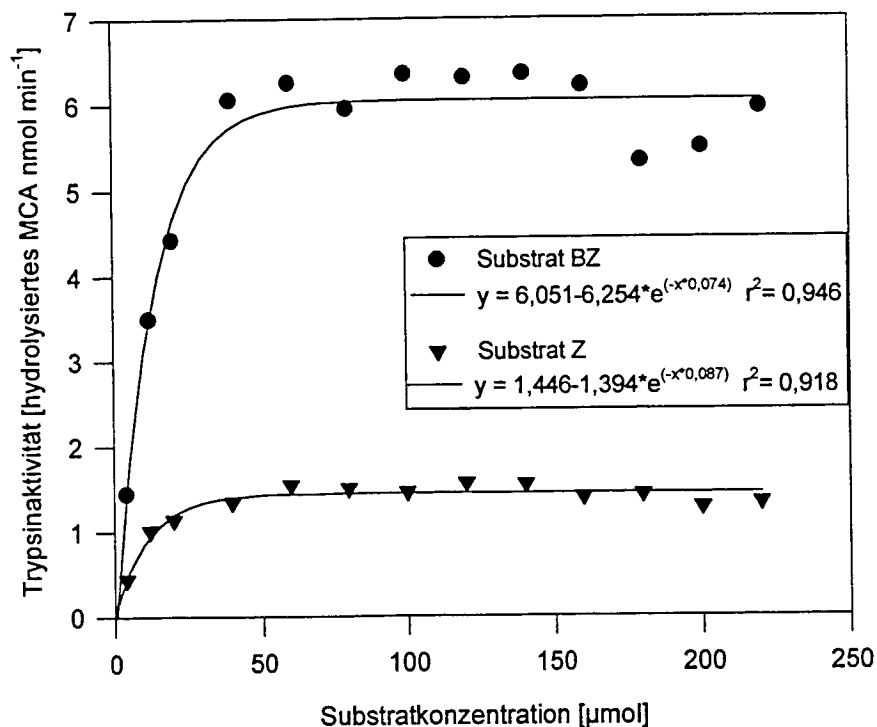


Abb. 4.5: Trypsinaktivität aus einem Copepoden-Homogenat bei unterschiedlichen Substratkonzentrationen. Vergleich der Affinität des Copepodentrypsins zum Substrat Z und BZ

In beiden Abbildungen ist die höhere Empfindlichkeit der Fluoreszenzmessung bei Verwendung von Substrat BZ zu erkennen, was auf die größere Substrataffinität des Copepodentrypsins zum Substrat BZ gegenüber dem Substrat Z zurückzuführen ist.

4.6.1.2 Empfindlichkeitssteigerung der Analytik

Standardtrypsin (Trypsin vom Rinderpankreas) wurde auf seine Affinität zu den Substraten Z und BZ getestet. Wie Abb. 4.6 zeigt, war die Affinität des Standards zum Substrat Z größer als zum Substrat BZ, also umgekehrt als zuvor beim Trypsin aus Copepoden-Homogenat (vgl. Abb. 4.4 und 4.5).

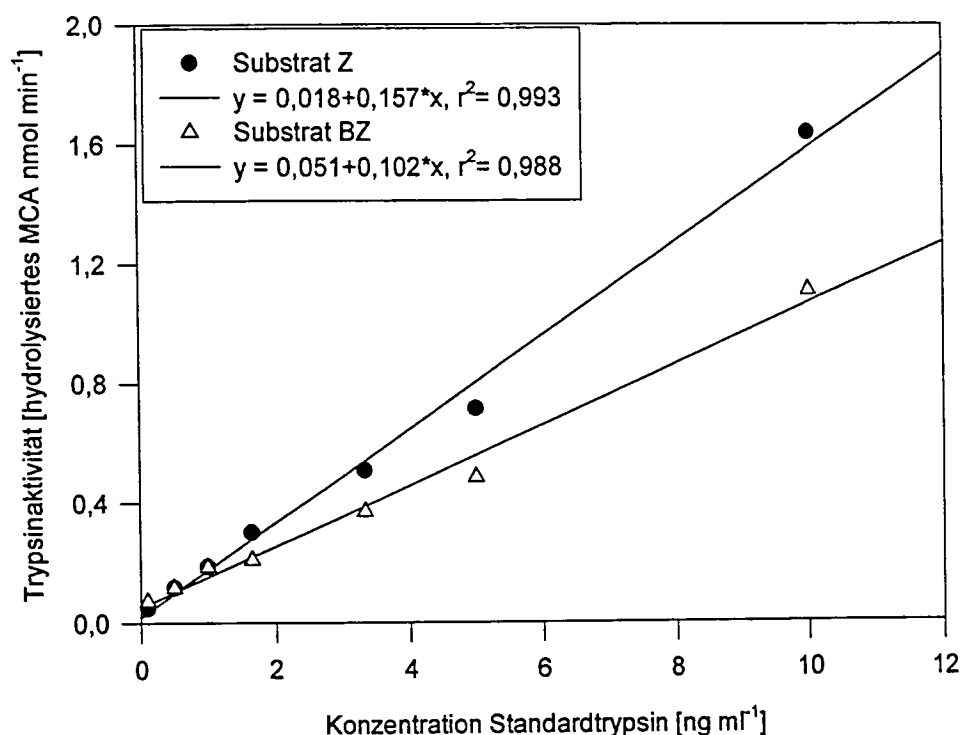


Abb. 4.6: Trypsinaktivität von Standardtrypsin unter Verwendung normaler (unverspiegelter) Halbmikroküvetten. Vergleich der Affinität des Standardtrypsins zum Substrat Z und BZ

Nun wurde die Fluoreszenzausbeute des Standardtrypsins im Vergleich zwischen unverspiegelten und verspiegelten Halbmikroküvetten bei Verwendung von Substrat Z untersucht. Mit den verspiegelten Küvetten konnte gegenüber den unverspiegelten eine deutliche Empfindlichkeitssteigerung der Analytik erreicht werden (Abb. 4.7).

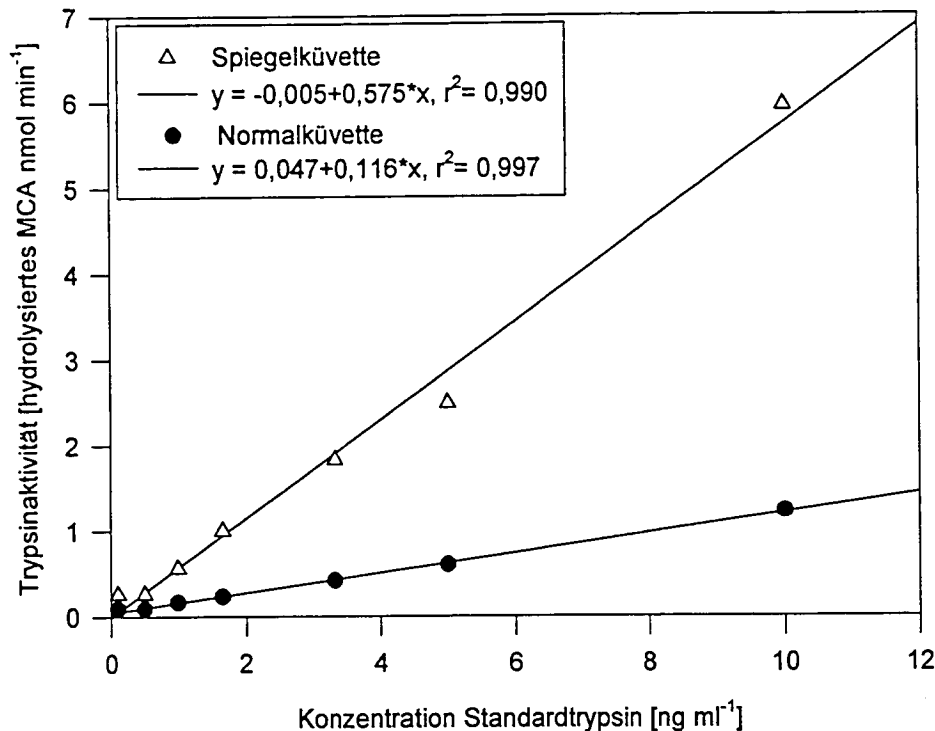


Abb. 4.7: Aktivitätsmessung des Standardtrypsins mit normalen und verspiegelten Halbmikroküvetten bei Verwendung von Substrat Z.

4.6.1.3 Veränderung der Trypsinaktivität bei Nahrungsmangel

Die Trypsinaktivität ist an den Ernährungszustand der Copepoden gebunden. Mit dem Hungerexperiment sollte die zeitliche Veränderung der Enzymaktivität bei Nahrungsmangel untersucht werden. 200 *Oithona similis* Weibchen und 100 *Pseudocalanus minutus* Weibchen von St. 21 (75°N 13°W) wurden bis zu 20 Tage in filtriertem Seewasser ohne Futterzugabe im Kühlabor gehalten. Nach 20 Hungertagen gab es bei beiden Arten noch lebende Individuen. Die Probennahme erfolgte nach 0 (T0: Start), 5 (T1), 15 (T2) und 20 (T3: Ende) Hungertagen, wobei der Probenumfang zwischen 25-40 Weibchen von *O. similis* und 15-20 Weibchen von *P. minutus* (außer T3) lag. Diese Sammelproben wurden für die *O. similis* Weibchen in Proben zu je 4 Tieren geteilt und die Trypsinaktivitäten bezogen aufs Individuum ermittelt. Die *P. minutus* Weibchen wurden einzeln analysiert. Die mittlere individuelle Trypsinaktivität wurde mit der mittleren individuellen spezifischen Trypsinaktivität verglichen. Liste 3 im Anhang enthält die mittleren Trypsinaktivitäten und deren Mediane der Individuen der einzelnen Arten und Stadien, sowie die mittleren spezifischen Aktivitäten und die

Proteingehalte der Individuen. Die zeitliche Veränderung der für beide Arten ermittelten Trypsinaktivitäten sowie der spezifischen Aktivitäten während des Hungerexperiments wird im folgenden beschrieben:

Oithona similis Weibchen

In Abb. 4.8 sind die mittleren individuellen Trypsinaktivitäten und deren Standardabweichungen für die jeweiligen Hungertage aufgetragen. Die mittlere Ausgangsaktivität von $0,054 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$ zu Beginn des Experiments nahm im weiteren Verlauf um die Hälfte auf $0,024 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$ bei Tag 15 ab und blieb bis zum Ende (Tag 20) in etwa auf diesem Niveau ($0,026 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$). Die große Streuung der Trypsinaktivitäten um den Mittelwert nach fünf Hungertagen verringerte sich während der weiteren Versuchsdauer. Somit waren die individuellen Unterschiede im Hungerexperiment nach 5 Tagen am größten. Signifikant voneinander unterschieden sich die mittleren Trypsinaktivitäten bei 0 und 15 Hungertagen, sowie die Aktivitätsmittel nach 0 und 20 Tagen ohne Nahrung ($p < 0,05$).

Die zeitliche Veränderung der mittleren spezifischen Aktivität des Trypsins der *O. similis* Weibchen während des Hungerexperiments ist in Abb. 4.9 dargestellt. Die mittlere spezifische Trypsinaktivität nahm im Gegensatz zur Trypsinaktivität pro Individuum im Verlauf des Experiments nicht ab, sondern stieg von $0,096 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \mu\text{g Protein}^{-1}$ bis zum fünfzehnten Hungertag auf $0,197 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \mu\text{g Protein}^{-1}$ an. Danach fiel die mittlere spezifische Aktivität um rund die Hälfte auf $0,091 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \mu\text{g Protein}^{-1}$. Die Streuung der Einzelproben um das Mittel war am Tag 15 ebenfalls am größten, während die Werte zu Beginn des Hungerexperiments kaum streuten.

Pseudocalanus minutus Weibchen

Im Hungerexperiment mit Weibchen der Art *P. minutus* blieb die mittlere individuelle Trypsinaktivität, wie aus Abb. 4.10 ersichtlich, während der ersten 5 Tage fast gleich ($0,895$ bzw. $0,898 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$), jedoch streuten die Einzelmessungen bei Tag 5 gegenüber dem Beginn des Experiments stärker. Danach sank die mittlere Trypsinaktivität bis zum Hungertag 20 um etwa zwei Drittel des Ausgangswertes auf $0,267 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$. Ebenso verringerte sich die Streuung der Einzelmessungen. Hier muß man allerdings den deutlich kleineren Probenumfang von drei Einzelwerten bei 20 Hungertagen gegenüber denen der anderen Zeitpunkte berücksichtigen. Nur die Trypsinaktivitäten bei 0 und 15 Hungertagen und die

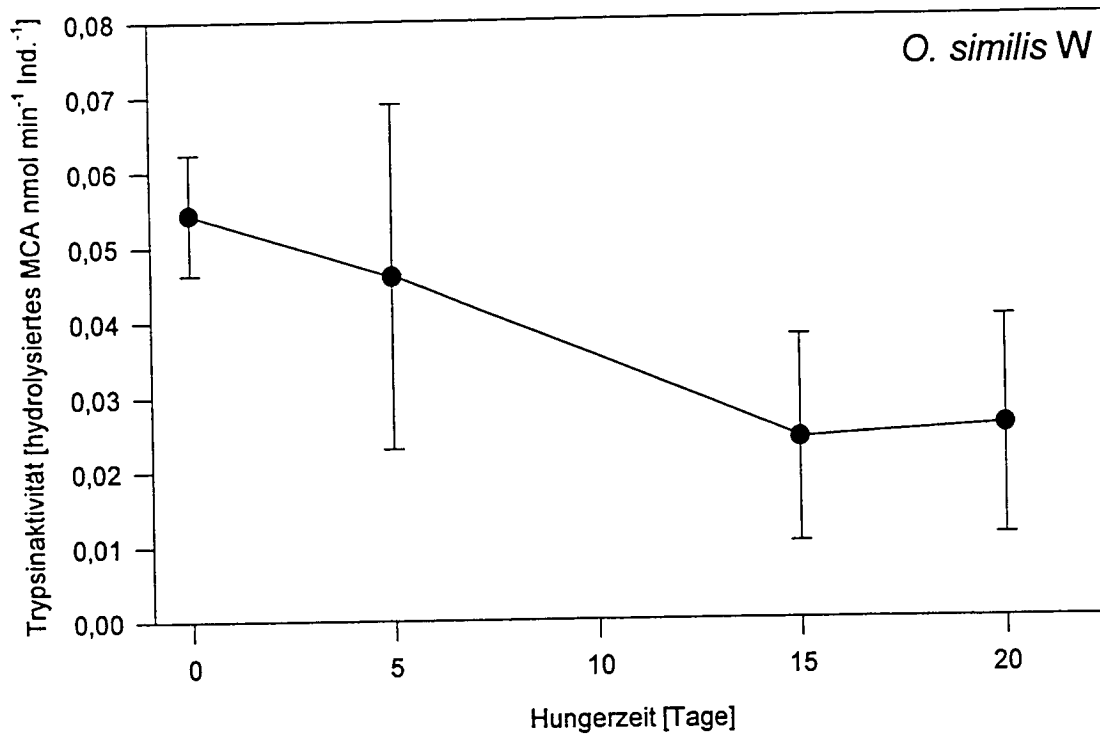


Abb. 4.8: Zeitliche Veränderung der mittleren individuellen Trypsinaktivität von *Oithona similis* Weibchen während des Hungerexperiments

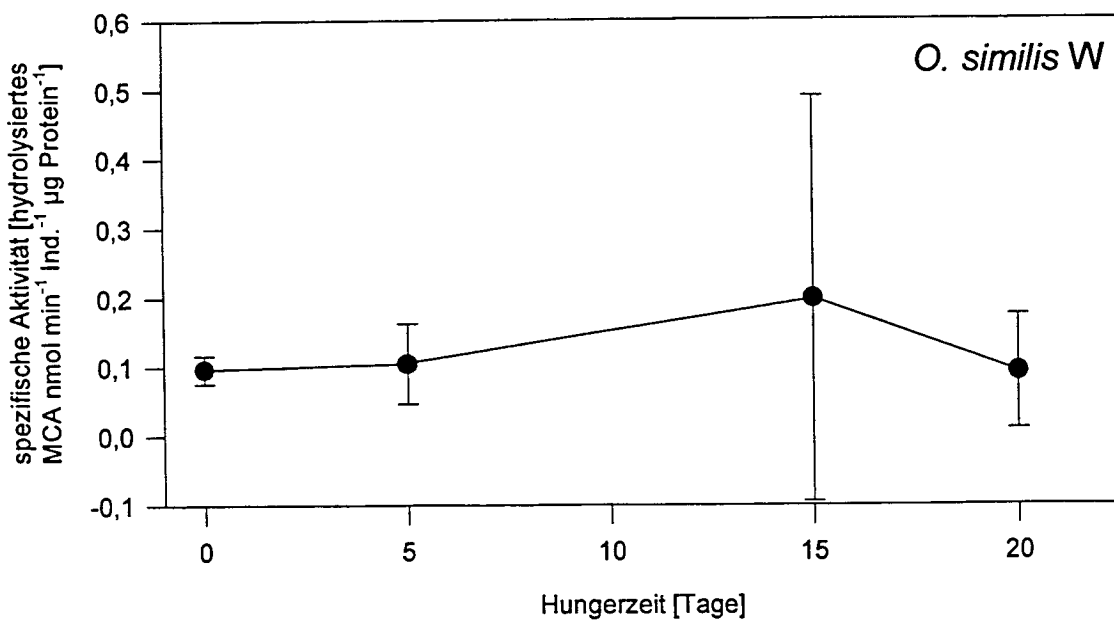


Abb. 4.9: Zeitliche Veränderung der mittleren spezifischen Trypsinaktivität von *O. similis* Weibchen während des Hungerexperiments

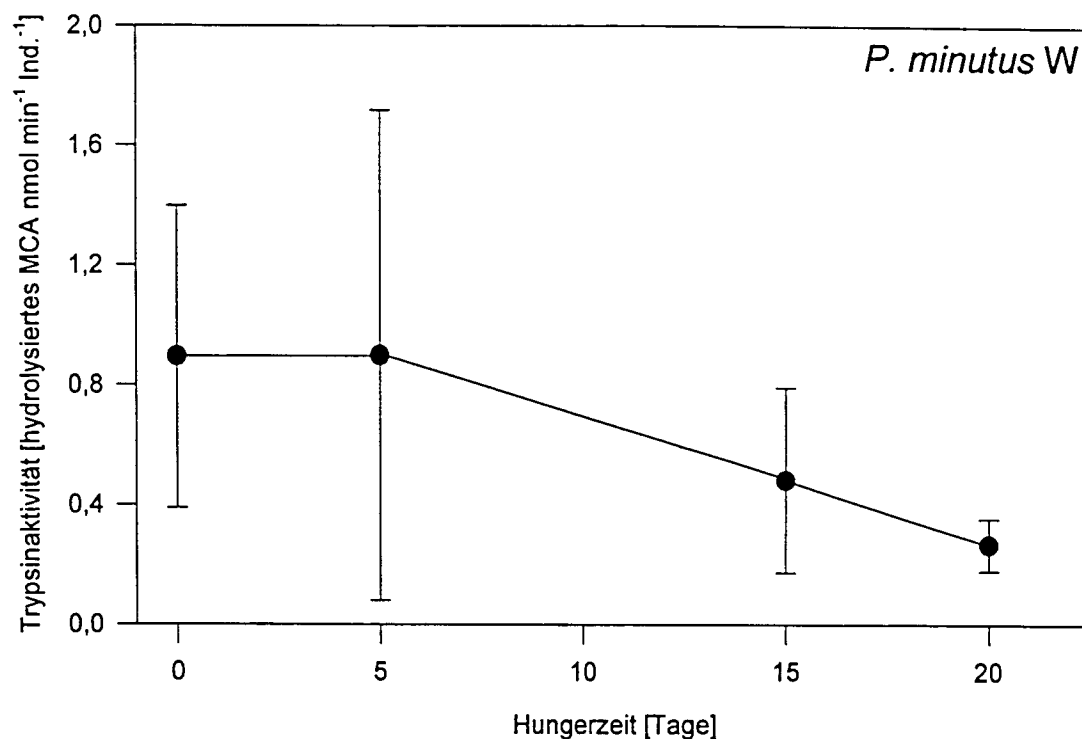


Abb. 4.10: Zeitliche Veränderung der mittleren individuellen Trypsinaktivität von *Pseudocalanus minutus* Weibchen während des Hungerexperiments

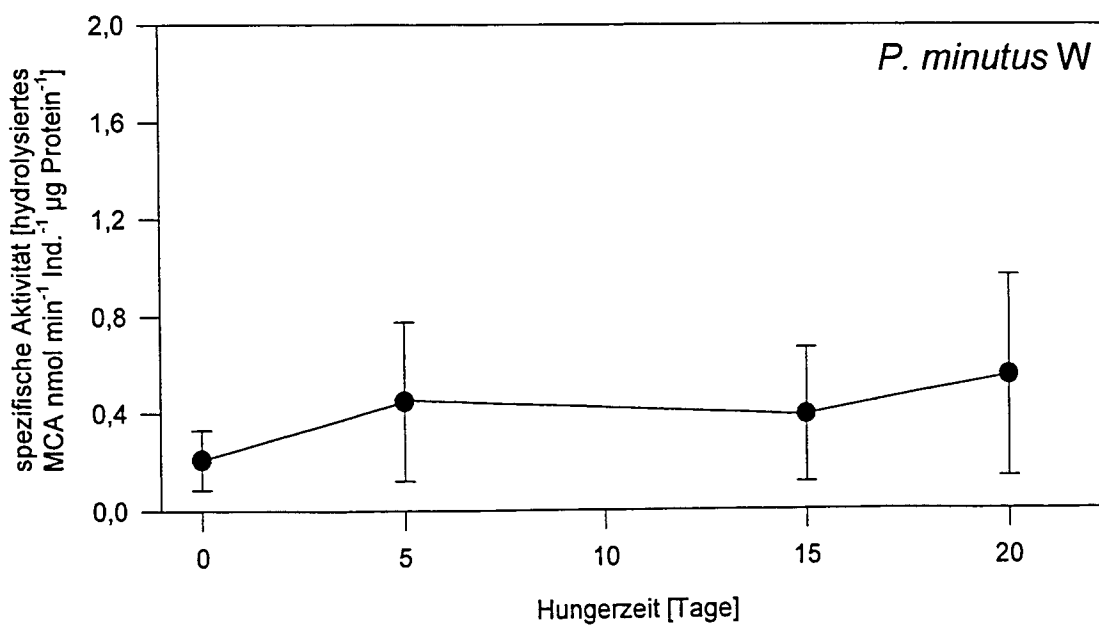


Abb. 4.11: Zeitliche Veränderung der mittleren spezifischen Trypsinaktivität von *Pseudocalanus minutus* Weibchen während des Hungerexperiments

Aktivitäten bei 0 und 20 Hungertagen waren auf einem Signifikanzniveau von $p < 0,05$ voneinander verschieden.

In Abb. 4.11 sind die mittleren spezifischen Aktivitäten des Trypsins der *P. minutus* Weibchen an den verschiedenen Probennahmetagen dargestellt. Diese erhöhen sich von anfänglichen $0,209 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \mu\text{g Protein}^{-1}$ auf $0,551 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \mu\text{g Protein}^{-1}$ nach 20 Hungertagen. Die individuellen Unterschiede sind hierbei am letzten Meßtag am größten.

4.6.1.4 Trypsinaktivitäten der vier kleinen Copepodenarten - Feldproben

Die Trypsinaktivität der vier Copepodenarten *Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *Pseudocalanus minutus* und *Microcalanus pygmaeus* wurde untersucht, um Aufschluß über ihren Ernährungszustand zu erhalten. Tab. 4.4 listet die mittleren individuellen Aktivitäten und die Mediane der Trypsinaktivitäten der unterschiedlichen Arten und Stadien aus den verschiedenen Regionen (Felddaten) auf. Diese sind in chronologischer Reihenfolge aufgeführt, beginnend mit $76^{\circ}\text{N } 4^{\circ}\text{E}$ (St. 17) und endend mit $75^{\circ}\text{N } 7^{\circ}\text{W}$ (St. 35). Die Region $75^{\circ}\text{N } 12^{\circ}\text{W}$ steht hierbei für den Transekt 75°N und faßt St. 19 bis einschließlich St. 25 (28.05. bis 03.06.97) zusammen. Der Transekt 81°N (St. 30-32) wird zur Region $81^{\circ}\text{N } 5^{\circ}\text{W}$ vereint.

Desweiteren sind die mittleren Trypsinaktivitäten der Individuen des Hungerexperiments T0-T3 (Laborwerte) und deren Standardabweichung aufgeführt. Diese dienen der Kalibrierung der Felddaten, um über die ermittelte Trypsinaktivität die Freßaktivität der Organismen und die Nahrungssituation im Gebiet der Probennahme zu charakterisieren.

Tab. 4.4: Individuelle mittlere Trypsinaktivitäten verschiedener Stadien von *Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *Pseudocalanus minutus* und *Microcalanus pygmaeus* aus den unterschiedlichen Regionen (W: Weibchen, CV: Copepodite). Desweiteren individuelle mittlere Trypsinaktivitäten der Weibchen von *O. similis* und *P. minutus* aus dem Hungerexperiment (T0: Start, T1: 5 Tage, T2: 15 Tage, T3: 20 Tage ohne Futter)

Art	Stadium	Region / Experiment	N	mittlere TA [nmol min ⁻¹ Ind. ⁻¹]	s.d.	Median TA [nmol min ⁻¹ Ind. ⁻¹]
<i>O. similis</i>	W	76°N 4°O	3	0,084	0,014	0,092
	W	75°N 12°W	12	0,063	0,021	0,057
	W	78°N 5°W	5	0,061	0,016	0,060
	W	81°N 5°W	12	0,059	0,018	0,054
	W	75°N 7°W	8	0,044	0,026	0,034
	W	T0	8	0,054	0,008	0,057
	W	T1	5	0,046	0,023	0,046
	W	T2	6	0,024	0,014	0,021
	W	T3	5	0,026	0,015	0,023
<i>O. similis</i>	CV	76°N 4°O	n.b.	n.b.	n.b.	n.b.
	CV	75°N 12°W	n.b.	n.b.	n.b.	n.b.
	CV	78°N 5°W	4	0,041	0,006	0,042
	CV	81°N 5°W	9	0,036	0,014	0,034
	CV	75°N 7°W	3	0,062	0,017	0,057
<i>O. borealis</i>	W	76°N 4°O	2	0,026	0,004	n.b.
	W	75°N 12°W	10	0,064	0,025	0,057
	W	78°N 5°W	1	0,183	0,000	n.b.
	W	81°N 5°W	18	0,085	0,087	0,057
	W	75°N 7°W	3	0,229	0,109	0,172
<i>P. minutus</i>	W	76°N 4°O	n.b.	n.b.	n.b.	n.b.
	W	75°N 12°W	45	0,764	0,501	0,573
	W	78°N 5°W	19	1,182	0,908	0,802
	W	81°N 5°W	n.b.	n.b.	n.b.	n.b.
	W	75°N 7°W	19	0,491	0,309	0,458
	W	T0	16	0,895	0,505	0,716
	W	T1	19	0,898	0,818	0,687
	W	T2	14	0,483	0,309	0,401
	W	T3	3	0,267	0,088	0,286
<i>P. minutus</i>	CV	76°N 4°O	n.b.	n.b.	n.b.	n.b.
	CV	75°N 12°W	1	0,172	0,000	n.b.
	CV	78°N 5°W	2	1,375	0,810	n.b.
	CV	81°N 5°W	n.b.	n.b.	n.b.	n.b.
	CV	75°N 7°W	n.b.	n.b.	n.b.	n.b.
<i>M. pygmaeus</i>	W	76°N 4°O	1	0,069	0,000	n.b.
	W	75°N 12°W	10	0,126	0,044	0,115
	W	78°N 5°W	5	0,381	0,337	0,272
	W	81°N 5°W	7	0,075	0,025	0,072
	W	75°N 7°W	4	0,089	0,024	0,092
<i>M. pygmaeus</i>	CV	76°N 4°O	1	0,057	0,000	n.b.
	CV	75°N 12°W	5	0,108	0,050	0,115
	CV	78°N 5°W	3	0,502	0,253	0,477
	CV	81°N 5°W	3	0,162	0,043	0,172
	CV	75°N 7°W	1	0,275	0,000	n.b.

Oithona similis Weibchen

Von den Trypsinaktivitäten der *O. similis* Weibchen aus den verschiedenen Regionen unterschieden sich nur diejenigen von 75°N 12°W und 75°N 7°W signifikant voneinander (Mann-Whitney U-Test: $p < 0,05$). Im Mittel zeigte Region 76°N 4°O mit $0,084 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$ die höchste und Region 75°N 7°W mit $0,044 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$ die niedrigste Trypsinaktivität (Tab. 4.4). Die Streuung der Einzelwerte (d. h. die individuellen Unterschiede in den Aktivitäten) war groß (Abb. 4.12). In dieser Darstellung sind die Einzelproben der jeweiligen Region übereinander aufgetragen. Die Bereiche der Trypsinaktivitäten der unterschiedlichen Regionen überlappten sich stark. Die maximale Aktivität von $0,103 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$ trat bei 75°N 12°W und bei 75°N 7°W auf, die minimale Trypsinaktivität von $0,023 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$ ergab sich ebenfalls in der Region 75°N 7°W.

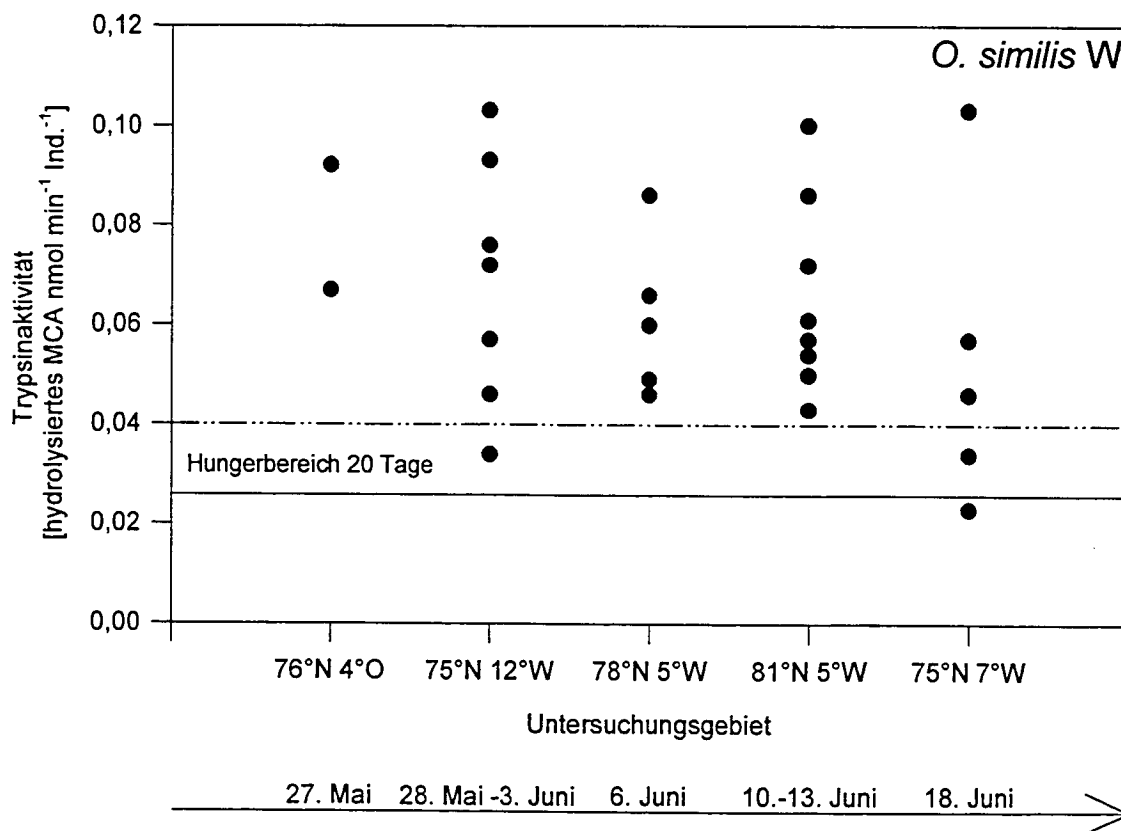


Abb. 4.12: Regionale Verteilung der Trypsinaktivitäten von *Oithona similis* Weibchen. Die durchgezogene Linie, die mittlere Trypsinaktivität nach 20 Hungertagen im Laborexperiment, markiert die Untergrenze des 20-Tage-Hungerbereichs. Die gestrichelte Linie, die Standardabweichung dieser Aktivität, bildet die obere Grenze.

In Abb. 4.12 wurden die Felddaten mit den Ergebnissen aus dem Hungerexperiment (Tab. 4.4) verglichen. Dazu wurde die mittlere individuelle Trypsinaktivität der *O. similis* Weibchen nach 20 Tagen ohne Nahrung (untere Grenze) incl. der positiven Standardabweichung (obere Grenze) aus dem Hungerexperiment auf die Darstellung der Trypsinaktivitäten der Feldproben übertragen. Ein „Hungerbereich“ wurde somit gebildet. Nur eine der in dieser Studie ermittelten Aktivitäten der *O. similis* Weibchen der ersten vier Regionen fiel in diesen Bereich, aber vor allem Trypsinaktivitäten der Region 75°N 7°W (63% der Proben).

Oithona similis CV

Es liegen Ergebnisse aus drei Untersuchungsgebieten vor. Hierbei waren die Trypsinaktivitäten der Region 78°N 5°W und 75°N 7°W signifikant ($p < 0,05$) voneinander verschieden. Die größte mittlere Trypsinaktivität von $0,062 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$ trat auf 75°N 7°W auf, die kleinste ($0,036 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$) bei 81°N 5°W (Tab. 4.4). Die Streuung der Werte ist in Abb. 4.13 ersichtlich. $0,023 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$ war die kleinste der ermittelten Trypsinaktivitäten, die maximale Aktivität ($0,080 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$) lag um den Faktor 3,5 höher und trat auf 75°N 7°W auf.

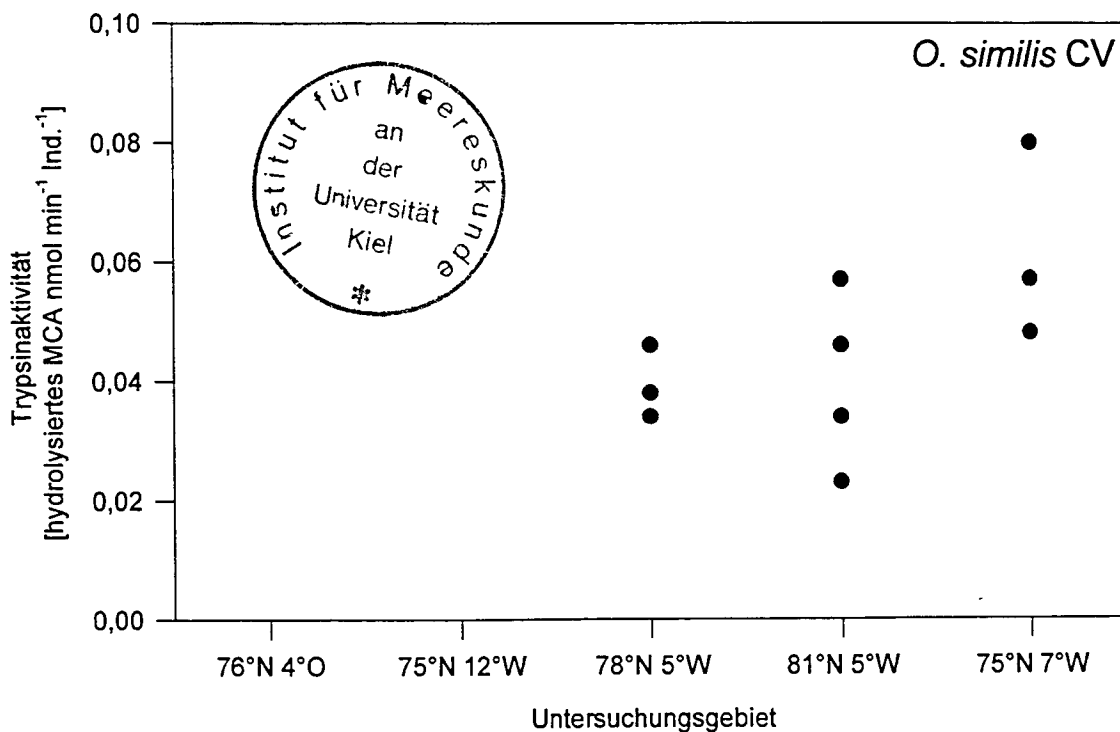


Abb. 4.13: Trypsinaktivitäten von *Oithona similis* CV-Copepoditen in drei Untersuchungsgebieten

Ein Vergleich der Trypsinaktivitäten von adulten (W) *Oithona similis* und CV-Copepoditen zwischen den Aktivitäten der Region 78°N 5°W ergab signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) zwischen diesen beiden Stadien, ebenso in der Region 81°N 5°W, jedoch nicht bei 75°N 7°W.

Oncaea borealis Weibchen

Die Ergebnisse der Regionen 76°N 4°O und 78°N 5°W wurden aufgrund ihres geringen Probenumfangs nicht in die statistische Auswertung miteinbezogen. Signifikant voneinander verschieden waren die Trypsinaktivitäten der Regionen 75°N 12°W und 75°N 7°W ($p < 0,05$), sowie die Aktivitäten der Regionen 81°N 5°W und 75°N 7°W ($p < 0,05$). Die niedrigste mittlere Trypsinaktivität, $0,026 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$, trat bei 76°N 4°O auf, die höchste mittlere Trypsinaktivität, $0,229 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$, bei 75°N 7°W (Tab. 4.4). Die Trypsinaktivitäten der Einzelproben von *O. borealis* Weibchen sind in Abb. 4.14 für das jeweilige Untersuchungsgebiet dargestellt. Ein ansteigender Trend der Trypsinaktivität wird deutlich, wobei der z.T. geringe Probenumfang berücksichtigt werden muß. Die Aktivität des Copepoden-trypsins steigerte sich im saisonalen Verlauf von sehr geringen Werten auf 76°N 4°O (Minimum: $0,023 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$) zu einem individuellen Maximum von $0,400 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$ auf 81°N 5°W, und bei 75°N 7°W wurde eine maximale mittlere Trypsinaktivität erreicht.

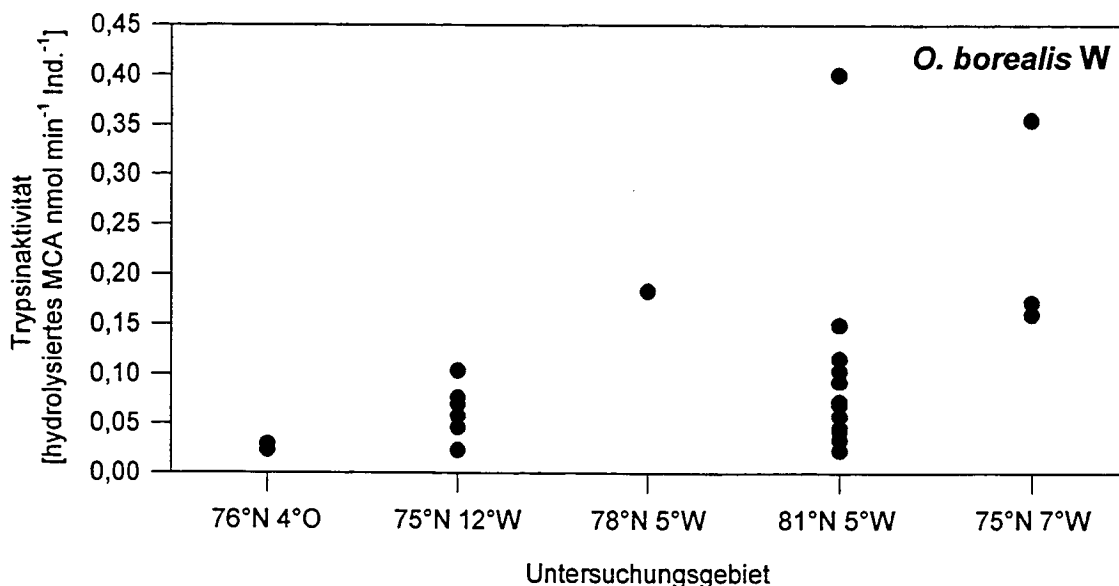


Abb. 4.14: Regionale Verteilung der Trypsinaktivitäten von *Oncaea borealis* Weibchen

Pseudocalanus minutus Weibchen

Die Trypsinaktivitäten der Weibchen von *P. minutus* wurden in drei Untersuchungsgebieten bestimmt. Zwischen den Aktivitäten der Weibchen aus der Region 75°N 12°W und denjenigen von 75°N 7°W bestanden Unterschiede auf einem Signifikanzniveau von $p < 0,05$. Ebenso waren die Gebiete 78°N 5°W und 75°N 7°W in ihren Trypsinaktivitäten signifikant voneinander verschieden ($p < 0,05$). Die größte mittlere Trypsinaktivität erreichten mit $1,182 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1}$ die Individuen bei 78°N 5°W (Tab. 4.4). Der kleinste mittlere Aktivitätswert wurde mit $0,491 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$ für *P. minutus* Weibchen des Gebietes 75°N 7°W festgestellt.

Abb. 4.15 verdeutlicht einerseits die großen individuellen Unterschiede in der Trypsinaktivität mit einem Minimum von $0,115 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$ und einem Maximum von $3,837 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$, andererseits die Ähnlichkeit der gemessenen Trypsinaktivitäten zwischen Region 75°N 12°W und 78°N 5°W.

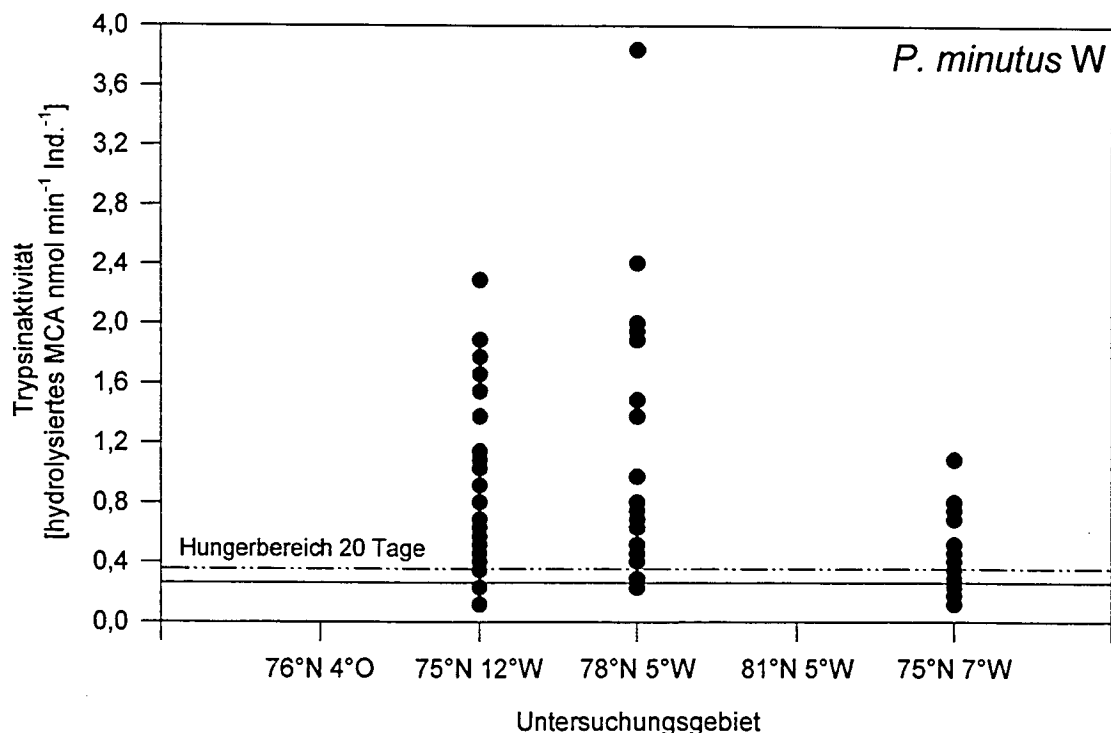


Abb. 4.15: Trypsinaktivitäten von *Pseudocalanus minutus* Weibchen in drei Untersuchungsgebieten. Die durchgezogene Linie, die mittlere Trypsinaktivität nach 20 Hungertagen im Laborxperiment, markiert die Untergrenze des 20-Tage-Hungerbereichs. Die gestrichelte Linie, die Standardabweichung dieser Aktivität, bildet die obere Grenze.

In allen drei Untersuchungsgebieten lagen die Trypsinaktivitäten einiger Individuen im 20-Tage-Hungerbereich. Dieser Hungerbereich wurde hier wie bei *O. similis* durch Applikation der mittleren Trypsinaktivität und deren Standardabweichung nach 20-tägigem Hungern der *P. minutus* Weibchen (Tab. 4.4) auf die Darstellung der Felddaten gebildet. Bei 75°N 7°W entfielen 42% der Proben in diesen Hungerbereich, in den anderen beiden Untersuchungsgebieten waren es weniger als 16%.

***Pseudocalanus minutus* CV**

Für CV-Copepodite der Art *P. minutus* wurden drei individuelle Trypsinaktivitäten aus zwei unterschiedlichen Regionen ermittelt, die sich stark voneinander unterschieden. Wie aus Tab. 4.4 ersichtlich, ergab sich eine minimale Trypsinaktivität von $0,172 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$ bei 75°N 12°W und ein Maximum von $1,947 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$ bei 78°N 5°W.

***Microcalanus pygmaeus* Weibchen**

In den Trypsinaktivitäten von *M. pygmaeus* Weibchen gab es zwischen 75°N 12°W und 75°N 7°W, sowie zwischen 81°N 5°W und 75°N 7°W keine signifikanten Unterschiede ($p > 0,05$). Die niedrigste Trypsinaktivität ($0,069 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$) trat bei 76°N 4°O auf. Da es sich um einen Einzelwert handelt, wurde er nicht im statistischen Testverfahren berücksichtigt. Die höchste mittlere Trypsinaktivität von $0,381 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$ wurde bei 78°N 5°W festgestellt (Tab. 4.4).

Die Trypsinaktivitäten der Einzelproben von *M. pygmaeus* Weibchen sind in Abb. 4.16 für die verschiedenen Untersuchungsgebiete dargestellt. Die individuelle Streuung war in der Region 78°N 5°W am größten (Faktor 8), hier trat auch der Maximalwert von $0,931 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$ auf. Ansonsten unterschieden sich die Trypsinaktivitäten um einen Faktor ≤ 3 .

***Microcalanus pygmaeus* CV**

Signifikante Unterschiede in den Trypsinaktivitäten der CV-Copepodite von *M. pygmaeus* bestanden zwischen den Gebieten 75°N 12°W und 78°N 5°W ($p < 0,05$), sowie zwischen den Regionen 78°N 5°W und 81°N 5°W ($p < 0,05$). Die höchste mittlere Aktivität ($0,502 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$) war wie bei den *M. pygmaeus* Weibchen auf 78°N 5°W zu verzeichnen, die kleinste Trypsinaktivität von $0,057 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$ trat ebenfalls im Gebiet 76°N 4°O auf (Tab. 4.4).

Abb. 4.17 stellt die individuellen Unterschiede in der Trypsinaktivität von *M. pygmaeus* CV dar. Die größte Streuung und die Maximalaktivität ($0,767 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Ind.}^{-1}$) wurden bei $78^\circ\text{N } 5^\circ\text{W}$ ermittelt.

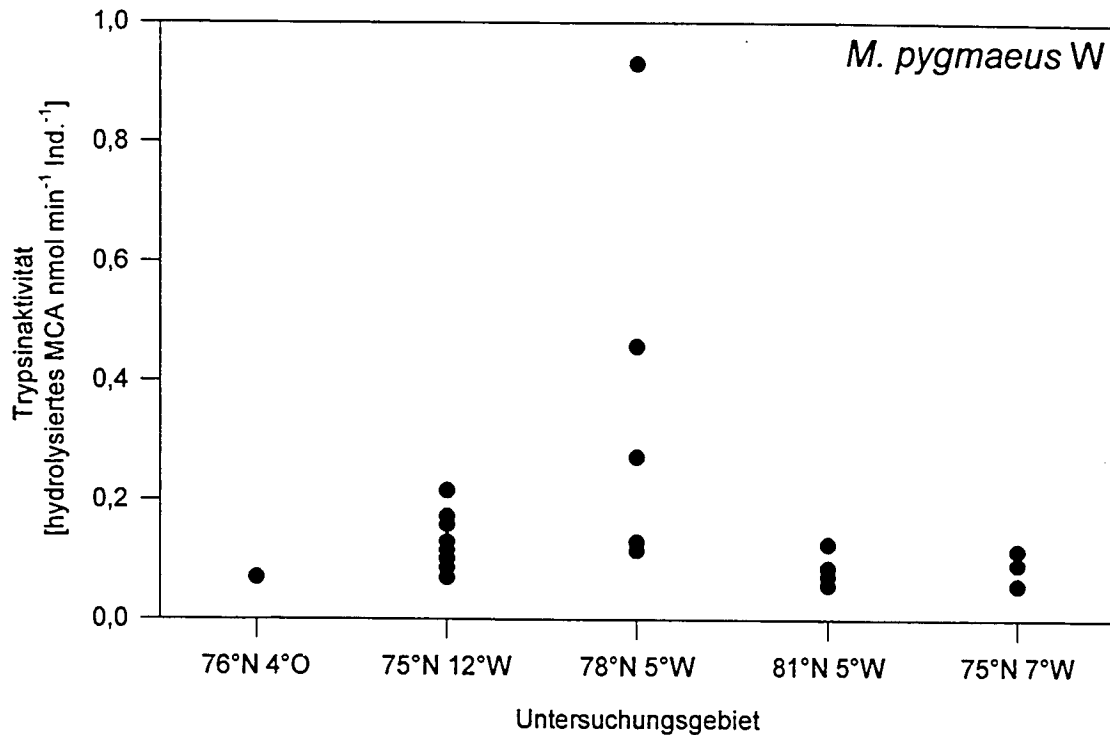


Abb. 4.16: Regionale Verteilung der Trypsinaktivitäten von *Microcalanus pygmaeus* Weibchen

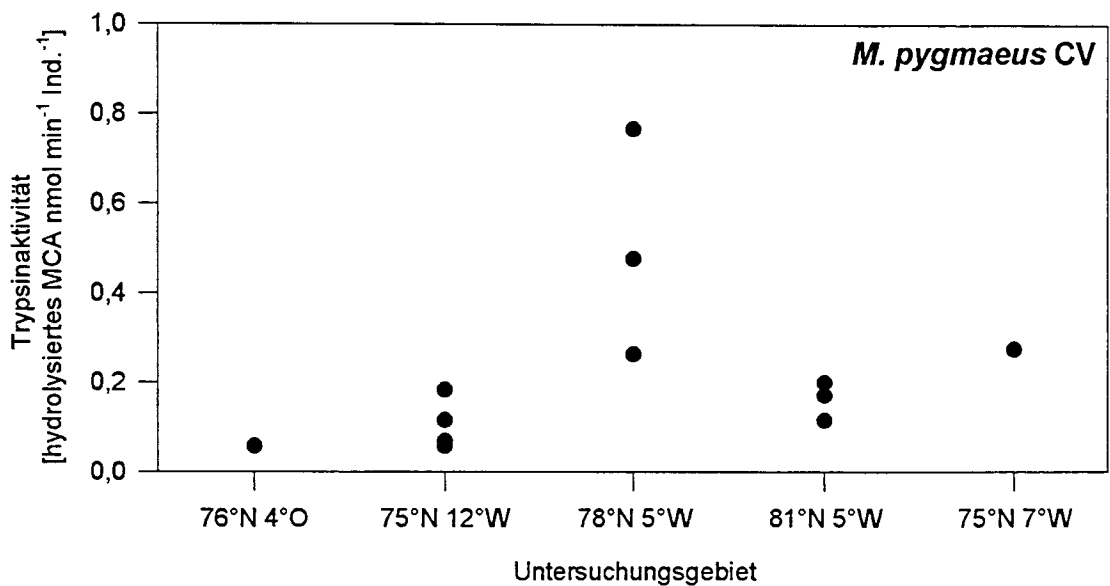


Abb. 4.17: Regionale Verteilung der Trypsinaktivitäten von *Microcalanus pygmaeus* CV-Copepoditen

Es bestand nur bei 81°N 5°W ein signifikanter Unterschied zwischen den Trypsinaktivitäten der *M. pygmaeus* Weibchen und der CV-Copepodite ($p < 0,05$).

4.6.2 Lipidanalytik

4.6.2.1 Gesamtlipidgehalt

Von Weibchen und CV-Copepoditen der Arten *Oithona similis*, *Oncaea borealis* und *Microcalanus pygmaeus*, sowie von *Pseudocalanus minutus* Weibchen wurde die Menge extrahierbaren Lipids bestimmt. Die Ergebnisse sind in Tab. 4.5 aufgelistet.

Der Gesamtlipidgehalt der *Oithona similis* Weibchen reichte auf den verschiedenen Stationen von $0,5 \mu\text{g} \cdot \text{Ind}^{-1}$ bis zu $13,3 \mu\text{g} \cdot \text{Ind}^{-1}$. In der Region 81°N 5°W (St. 30 und 31) waren die Unterschiede der gemessenen Lipidmengen am größten. Der mittlere Gesamtlipidgehalt lag in diesem Untersuchungsgebiet bei $4,2 \mu\text{g} \cdot \text{Ind}^{-1}$, gleichzeitig der niedrigste aller Regionen. Den größten mittleren Gehalt an Lipid wiesen Tiere der St. 17 (76°N 4°E) mit $8,9 \mu\text{g} \cdot \text{Ind}^{-1}$ auf. Die *O. similis* Weibchen von St. 35 (75°N 7°W) hatten einen etwas geringeren mittleren Gesamtlipidgehalt von $8,0 \mu\text{g} \cdot \text{Ind}^{-1}$.

Die CV-Copepodite von *Oithona similis* hatten gegenüber den Weibchen einen etwas höheren Lipidgehalt mit $13,0$ bzw. $10,5 \mu\text{g} \cdot \text{Ind}^{-1}$ auf St. 17 und St. 29 (78°N 5°W). Der Gesamtlipidgehalt der CV-Copepodite von St. 31 und 35 lag mit $6,0$ bzw. $5,0$ und $8,9 \mu\text{g} \cdot \text{Ind}^{-1}$ im Bereich der Werte der *O. similis* Weibchen.

Die Gesamtlipidgehalte der *Oncaea borealis* Weibchen unterschieden sich deutlich von dem der CV-Copepodite. Mit $9,4$ und $12,1 \mu\text{g} \cdot \text{Ind}^{-1}$ auf St. 19 (75°N 7°W) und St. 35 waren die Lipidmengen der Weibchen denen der *O. similis* Weibchen vergleichbar. Die *O. borealis* CV-Stadien hatten einen um ein Drittel bzw. ein Viertel geringeren Lipidgehalt von $3,1 \mu\text{g} \cdot \text{Ind}^{-1}$ (St. 35) als die Weibchen.

Die Analyse der *Pseudocalanus minutus*-Probe ergab eine Gesamtlipidmenge von $15,6 \mu\text{g} \cdot \text{Ind}^{-1}$ für die Weibchen von St. 21 (75°N 13°W).

Tab. 4.5: Gesamtlipidgehalt der untersuchten Copepodenarten und Stadien der verschiedenen Probennahmestationen (N= Anzahl Individuen pro Probe, W: Weibchen, CV: Copepodite)

Art	Stadium	Station	N	Lipid [$\mu\text{g Ind}^{-1}$]
<i>O. similis</i>	W	17	100	7,7
	W	17	100	10,0
	W	29	100	4,3
	W	30	100	1,7
	W	30	110	4,2
	W	31	100	0,5
	W	31	100	10,3
	W	35	100	13,3
	W	35	100	9,1
	W	35	100	5,0
	W	35	100	6,8
	W	35	145	5,7
	CV	17	80	13,0
	CV	29	75	10,5
	CV	31	100	6,0
	CV	35	80	8,9
	CV	35	100	5,0
<i>O. borealis</i>	W	19	100	9,4
	W	35	80	12,1
	CV	17	65	3,1
<i>P. minutus</i>	W	21	50	15,6
<i>M. pygmaeus</i>	W	30	60	21,8
	CV	19	100	6,2
	CV	25	100	9,4
	CV	30	170	13,4
	CV	31	100	7,5

Für die Weibchen von *Microcalanus pygmaeus* wurde bei 81°N 4°W (St. 30) ein Gesamtlipidgehalt von 21,8 $\mu\text{g} \cdot \text{Ind}^{-1}$ ermittelt, welcher deutlich über dem der CV-Copepodite lag. Diese hatten in den verschiedenen Untersuchungsgebieten einen Gehalt an Gesamtlipid zwischen 6,2 und 13,4 $\mu\text{g} \cdot \text{Ind}^{-1}$, wobei der höchste Wert, entsprechend dem Lipidgehalt der Weibchen, auf St. 30 ermittelt wurde.

4.6.2.2 Zusammensetzung der Fettsäuren und Fettalkohole

Die Zusammensetzung von Fettsäuren und Fettalkoholen einiger der bereits auf den Gesamt-lipidgehalt untersuchten Proben wurde mit Hilfe des Gaschromatographen bestimmt. Dabei wurde mit Ausnahme von *M. pygmaeus* für jede Art möglichst jede Region oder jedes Stadium analysiert. Die folgende Darstellung beschränkt sich auf die relativ häufigen Fettsäuren ($\geq 1\%$ aller Fettsäuren) und die Fettalkohole der Copepoden-Proben. Die Anteile aller ermittelten Fettsäuren und Fettalkohole sind dem Anhang (Liste 4) zu entnehmen.

Oithona similis Weibchen

Wegen der z.T. erheblichen Streuung der Werte innerhalb von St. 35 wurden keine Mittelwerte aus den Einzelmessungen gebildet, sondern diese nebeneinander dargestellt. Dominierende Komponenten in allen Regionen waren bei dieser Art vor allem die kürzerkettige gesättigte 16:0 Fettsäure (12-27% aller Fettsäuren), sowie die einfach ungesättigte 16:1(n-7) Fettsäure (6-17%) (Tab. 4.6). Größere Variabilität zwischen den Stationen zeigten die *O. similis* Weibchen in den weniger dominanten Lipidbestandteilen. Hier traten neben der kürzerkettigen gesättigten 14:0 (4-23%) und der einfach ungesättigten 18:1(n-9) Fettsäure (3-13%) vor allem langkettige mehrfach ungesättigte Fettsäuren (20:4(n-3), 20:5(n-3), 22:6(n-3)) mit einem Anteil zwischen 1 und 11% aller Fettsäuren auf. Hauptfettalkohol der meisten Weibchen von *O. similis* aus den unterschiedlichen Regionen war der 20:1 Alkohol mit einem relativen Anteil zwischen 65 und 88% aller Fettalkohole. Bei einer Probe aus der Region 75°N 7°W dominierte der 22:1 Fettalkohol (37%). Relativ häufig war auch der kürzerkettige 14:0 Fettalkohol (6-18%).

Tab. 4.6: Fettsäure- und Fettalkoholzusammensetzung von *O. similis* Weibchen (W) auf den jeweiligen Stationen (in Prozent aller Fettsäuren bzw. Fettalkohole). Für St. 17 und 30 sind die Mittelwerte zweier Einzelmessungen dargestellt.

Art	<i>Oithona similis</i>									
Station	17	29	30	31	35	35	35	35	35	
Region	76°N 4°O	78°N 5°W	81°N 5°W		75°N 7°W					
Stadium	W	W	W	W	W	W	W	W	W	
Fettsäure										
14:0	6,5	22,6	9,7	6,6	<1,0	4,2	17,6	3,7	2,7	
15:0	1	1,2	1,3	1,3	<1,0	<1,0	<1,0	1,7	<1,0	
16:0	12,3	17,9	23,1	27,2	13,7	14,5	21,0	18,8	11,8	
16:1(n-7)	10,9	9,3	14,4	7,6	9,3	17,4	13,5	11,6	6,4	
16:1(n-5)	<1,0	<1,0	1,5	3,2	1,4	2,1	1,1	1,0	1,2	
16:2	1,5	2,3	2,9	2,5	1,1	1,7	<1,0	<1,0	<1,0	
16:4	1,2	3,3	3,2	4,3	3,4	<1,0	2,2	3,6	<1,0	
18:0	3,7	2,5	2,5	3,3	3,6	3,2	2,9	2,7	1,9	
18:1(n-9)	9,4	3,9	4,1	4,7	2,5	4,3	5,0	3,1	12,5	
18:1(n-7)	1,6	1,5	1,8	2,0	<1,0	1,8	1,8	1,0	1,8	
18:2(n-3)	1,3	1,1	1,3	1,3	4,3	3,0	1,5	<1,0	1,2	
18:3(n-3)	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	5,1	2,7	<1,0	1,6	1,0	
18:4(n-3)	3,0	2,6	2,0	1,5	5,8	4,3	3,1	1,7	1,0	
19:0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	1,2	<1,0	3,7	<1,0	
20:1(n-13)	1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	1,0	<1,0	<1,0	<1,0	
20:1(n-9)	13,6	3,5	4,1	4,1	3,2	4,4	4,6	2,3	3,6	
20:1(n-7)	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	2,1	<1,0	<1,0	<1,0	1,4	
20:3	1,1	1,7	1,6	2,4	7,8	3,1	1,3	3,4	1,3	
20:4(n-6)	<1,0	<1,0	<1,0	1,6	1,8	<1,0	<1,0	<1,0	1,8	
20:4(n-3)	1,4	2,2	2,2	6,3	6,6	1,9	2,6	1,9	3,9	
20:5(n-3)	5,9	1,9	2,2	2,2	1,8	4,6	3,6	4,0	7,3	
22:1(n-11)	1,4	<1,0	1,1	<1,0	<1,0	1,3	<1,0	3,2	2,7	
22:1(n-9)	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	1,3	2,4	
22:4	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	2,3	2,0	
22:5(n-3)	<1,0	1,1	1,3	<1,0	<1,0	<1,0	1,0	5,4	8,1	
22:6(n-3)	5,6	4,0	5,4	4,5	2,8	4,9	5,0	10,5	9,5	
24:0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	5,7	7,7	
unid.	11,3	11,3	9,6	8,2	18,6	12,8	5,7	1,7	3,7	
Fettalkohol										
14:0	6	12,7	8,1	9,2	6,9	7,0	7,9	13,2	17,5	
16:0	5,4	1,7	1,3	1,0	6,7	0,4	1,7	0,7	24,1	
16:1	0,9	0,2	0,1	0,1	0,3	6,3	0,2	0,1	2,3	
20:1	82,4	83,1	88,3	87,7	82,5	83,7	87,8	64,9	18,9	
22:1	5,4	2,3	2,2	1,9	3,6	2,6	2,4	21,1	37,2	

Oithona similis CV-Copepodite

Die Lipide der *O. similis* CV-Copepodite wiesen beim Vergleich der unterschiedlichen Regionen eine heterogene Fettsäurezusammensetzung auf (Tab. 4.7). Zu den dominanten Fettsäuren gehörten die kürzerkettige gesättigte 16:0 (12-29% aller Fettsäuren) und die einfach ungesättigte 16:1(n-7) Fettsäure (2-24%). Veieinzelt traten auf den verschiedenen Stationen die langkettigen mehrfach ungesättigten Fettsäuren 20:4(n-3), 20:5(n-3) und 22:6(n-3) mit Anteilen zwischen 4 und 16% aller Fettsäuren auf. Der Hauptfettalkohol aller untersuchten

Copepodite war 20:1 mit 47-79%, gefolgt von 22:1 mit 3-37% aller Fettalkohole. In geringerem Maße war auch der 14:0 Alkohol vertreten (3-22%).

O. similis Weibchen und CV-Copepodite wiesen somit in der Lipidzusammensetzung unabhängig von der regionalen Herkunft Ähnlichkeiten in den dominanten Komponenten auf.

***Oncaea borealis* Weibchen und CV-Copepodite**

Die bearbeiteten Stadien von *O. borealis* zeigten eine sehr unterschiedliche Zusammensetzung der Hauptfettsäure (Tab. 4.7). Bei den Weibchen waren vor allem kürzerkettige gesättigte bzw. einfach ungesättigte Fettsäuren (16:0, 16:1(n-7)) mit 48% aller Fettsäuren vertreten. Die CV-Copepodite hatten langkettige einfach und mehrfach ungesättigte Fettsäuren (20:5(n-3), 22:1(n-11)) als dominante Komponenten (23% aller Fettsäuren). In den Hauptfettalkoholen unterschieden sich die beiden untersuchten Stadien ebenfalls. So waren der 14:0 und der 16:0 Alkohol bei den Weibchen dominant (72% aller Fettalkohole), die CV-Copepodite hatten die 20:1 und 22:1 Alkohole als überwiegende Bestandteile (85%).

***Pseudocalanus minutus* Weibchen**

Hier wurde die Lipidzusammensetzung durch kürzerkettige einfach ungesättigte Bestandteile (18:1(n-9), 16:1(n-7)) bestimmt, die zusammen mehr als 45% aller Fettsäuren ausmachten (Tab. 4.7). Weniger dominant, jedoch relativ häufig traten die langkettigen mehrfach ungesättigten 20:5(n-3) und 22:6(n-3) Fettsäuren mit 8-9% der Gesamtfettsäuren auf. Bei den Fettalkoholen waren die kürzerkettigen gesättigten 14:0 und 16:0 Alkohole sehr dominant (>90% aller Fettalkohole).

***Microcalanus pygmaeus* CV-Copepodite**

Die Hauptfettsäuren der CV-Copepodite von *M. pygmaeus* aus den unterschiedlichen Regionen variierten relativ stark, so daß keine generellen Trends festgestellt werden konnten (Tab. 4.7). Fettsäuren mit 18 Kohlenstoffatomen waren vor allem auf St. 19 häufig. St. 25 und 31 hatten die 16:1(n-7) Fettsäure als dominante Komponente (25-26% aller Fettsäuren). Daneben war die 20:5(n-3) Fettsäure mit 5-10% in geringerem Maße vertreten. Auch bei den Fettalkoholen war die Zusammensetzung zwischen den Stationen uneinheitlich mit relativ starken Anteilen des kürzerkettigen 16:0 Alkohols (28-45% aller Fettalkohole). Mit 15-43% war der 14:0 Fettalkohol auch ein wesentlicher Lipidbestandteil.

Tab. 4.7: Prozentuale Verteilung der Fettsäuren und Fettalkohole in *O. similis* CV-Copepoditen, *O. borealis* Weibchen (W) und CV-Copepoditen, *P. minutus* Weibchen und *M. pygmaeus* CV-Copepoditen auf den jeweiligen Stationen

Art	<i>Oithona similis</i>			<i>Oncaea borealis</i>			<i>P. minutus</i>			<i>Microcalanus pygmaeus</i>		
Station	17	31	35	35	35	17	21	21	21	19	25	31
Region	76°N 4°O	81°N 5°W	75°N 7°W	75°N 7°W	75°N 7°W	76°N 4°O	75°N 12°W	75°N 12°W	75°N 12°W	75°N 12°W	81°N 5°W	81°N 5°W
Stadium	CV	CV	CV	CV	CV	W	W	W	W	CV	CV	CV
Fettsäure												
14:0	2,1	3,5	1,5	5,1	5,1	2,1	<1,0	4,4	<1,0	<1,0	2,0	2,1
15:0	1,3	<1,0	<1,0	3,2	3,2	2,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0
16:0	11,7	28,6	15,7	26,0	26,0	27,5	6,7	9,3	4,0	3,7	3,7	8,9
16:1 (n-7)	10,0	3,4	2,3	23,5	23,5	20,2	1,6	19,7	3,7	26,2	25,3	25,3
16:1 (n-5)	<1,0	<1,0	1,2	1,0	1,0	3,1	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0
16:2	<1,0	<1,0	1,1	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	1,1	2,0	2,0
16:3	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	2,0	<1,0	<1,0	<1,0
16:4	<1,0	5,1	1,0	4,8	4,8	2,8	1,3	<1,0	2,5	<1,0	<1,0	<1,0
18:0	1,6	3,0	3,2	2,7	2,7	3,6	3,6	1,0	2,7	1,0	1,0	1,9
18:1 (n-9)	3,0	4,0	6,6	2,5	2,5	8,8	3,9	26,5	6,0	15,2	8,1	8,1
18:1 (n-7)	<1,0	1,2	1,4	<1,0	<1,0	1,7	<1,0	<1,0	4,2	1,3	1,3	1,7
18:2 (n-3)	<1,0	1,0	1,5	<1,0	<1,0	1,5	2,1	1,3	7,0	3,0	3,0	3,5
18:3 (n-3)	2,1	1,3	<1,0	<1,0	<1,0	1,0	1,7	1,0	7,3	1,4	2,1	2,1
18:4 (n-3)	2,6	2,5	5,2	4,2	4,2	<1,0	2,4	<1,0	2,9	2,4	2,4	6,5
19:0	1,3	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	4,1	<1,0	<1,0	<1,0
20:1 (n-13)	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	1,5	<1,0	<1,0	1,0	8,5	2,7
20:1 (n-9)	2,4	2,3	2,4	2,0	2,0	2,6	3,4	<1,0	5,8	<1,0	<1,0	<1,0
20:1 (n-7)	2,8	<1,0	2,0	<1,0	<1,0	<1,0	1,9	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0	<1,0
20:3	2,8	2,6	1,6	<1,0	<1,0	1,3	3,3	<1,0	1,9	<1,0	<1,0	<1,0
20:4 (n-6)	2,7	<1,0	1,7	<1,0	<1,0	<1,0	4,5	<1,0	1,9	<1,0	<1,0	<1,0
20:4 (n-3)	11,4	2,4	5,7	2,0	2,0	1,2	3,5	2,8	4,0	<1,0	<1,0	<1,0
20:5 (n-3)	5,3	4,7	6,4	2,7	2,7	2,8	13,8	9,2	9,5	5,2	8,4	8,4
22:1 (n-11)	5,4	1,6	2,4	1,0	1,0	1,4	9,0	<1,0	3,2	12,7	2,2	2,2
22:1 (n-9)	4,5	1,5	1,5	<1,0	<1,0	1,6	3,6	<1,0	1,5	<1,0	<1,0	<1,0
22:4	3,1	3,3	3,1	<1,0	<1,0	<1,0	4,6	<1,0	5,1	<1,0	<1,0	<1,0
22:5 (n-3)	3,7	3,4	5,9	1,2	1,2	<1,0	3,4	2,5	5,2	<1,0	<1,0	<1,0
22:6 (n-3)	4,3	7,2	16,1	3,7	3,7	4,0	6,5	8,1	2,9	4,0	7,6	7,6
24:0	1,9	2,0	2,8	<1,0	<1,0	1,9	2,3	2,0	2,3	<1,0	<1,0	<1,0
unid.	8,9	10,8	4,8	7,2	7,2	4,2	12,5	5,8	9,0	5,6	8,9	8,9
Fettalkohol												
14:0	22,0	11,2	2,9	15,3	15,3	40,2	4,2	45,4	15,0	33,5	43,2	43,2
16:0	4,5	5,7	6,4	2,0	2,0	32,0	9,2	45,1	28,2	36,1	44,6	44,6
16:1	1,1	1,0	4,2	0,3	0,3	2,0	1,3	0,8	7,9	3,8	5,0	5,0
20:1	47,2	64,6	49,4	79,1	79,1	12,8	41,7	4,0	10,6	13,4	4,5	4,5
22:1	25,2	17,5	37,1	3,3	3,3	13,0	43,6	4,7	38,3	13,2	2,7	2,7

5 Diskussion

Vor der Diskussion der in dieser Studie erzielten Ergebnisse zum Mesozooplankton der Grönlandsee erfolgt zunächst eine kritische Betrachtung der verwendeten Methoden.

5.1 Methodenkritik

Horizontale und vertikale Auflösung

Die horizontale Auflösung ist bezüglich der Bongonetzfänge und den daraus gewonnenen Daten zum physiologischen Zustand der untersuchten Arten ausreichend, jedoch für die vier bearbeiteten Multinetzfänge gering und stellt einen Kompromiß des in einer Diplomarbeit bearbeitbaren Arbeitsprogramms dar. Eine Überlagerung der großräumigen regionalen Unterschiede in der Planktonverteilung durch mesoskalige „Patchiness“ kann nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Mit „Patchiness“ wird die durch biologische und physikalische Prozesse hervorgerufene, horizontal und vertikal fleckenhafte Verteilung des Planktons im mesoskaligen Bereich bezeichnet (BARNES & MARSHALL 1951, PARSONS et al. 1984). Allerdings ist die horizontale Variabilität im Grönlandseewirbel aufgrund der relativ hohen hydrographischen Stabilität gering und nimmt erst zu den Randströmen zu (QUADFASEL & MEINCKE 1987). Es bleibt zu überprüfen, wie repräsentativ die Momentaufnahmen der untersuchten Gebiete sind.

Die vertikale Stratifizierung und Stabilität der Wassersäule im zentralen Grönlandseewirbel ist als gering anzusehen (QUADFASEL & MEINCKE 1987). In der Peripherie bilden sich jedoch durch das Aufeinandertreffen unterschiedlicher Wassermassen deutliche vertikale Temperaturgradienten und Dichteunterschiede heraus, die zu einer Schichtung der Wassersäule beitragen. Die gute vertikale Auflösung der Zooplanktonverteilung in der Wassersäule wurde durch die Verwendung eines Mehrfachschließnetzes und bis zu sieben Fangtiefen durch sukzessive Vertikalhols erreicht.

Maschenweite und Fängigkeit

Die Maschenweite von 150 µm bei Multi- und Bongonetzen ist relativ fein und ermöglicht auch den Fang juveniler Mesozooplankter. Allerdings werden nach HOPKINS et al. (1993) mit einem Netz der Maschenweite 162 µm Nauplien und junge Copepoditstadien von cyclopiden und kleinen calaniden Copepoden nicht quantitativ erfaßt. Durch die aktive Netzmeidung großer beweglicher Plankter (MUMM, 1991) wie z.B. große Chaetognathen, Amphipoden und Euphausiaceen nimmt die Fängigkeit eines Netzes auch mit zunehmender Größe der Tiere ab (ARON 1962). Somit stellt die untersuchte Mesozooplanktonfraktion (0,2-20 mm,

SIEBURTH et al. 1978) nur einen Ausschnitt aus dem Gesamtgrößenspektrum dar, aber diese Einschränkungen können durch die häufige Verwendung dieses Netztyps bzw. dieser Maschinenweite kompensiert werden (für das Multinetz z.B.: HABERSTROH 1985, DIEL 1991, HIRCHE et al. 1991, MUMM 1991, Metz 1993, 1996, RICHTER 1994, AUDEL 1995, HANSEN 1997). Dies erhöht die Vergleichbarkeit der Ergebnisse.

Biomasseberechnung

Zur Bestimmung der Biomasse wurden mittlere Individualmassen aus der Literatur verwendet. Da diese Daten größtenteils für Individuen aus anderen polaren Meeresgebieten erhoben wurden, erhöht sich die Unsicherheit in der Biomassebestimmung. Wachstum und Größe der Tiere einer Art können sowohl zwischen Populationen aus unterschiedlichen Regionen oder Jahren (WIBORG 1955) als auch innerhalb einer Population stark variieren (BÅMSTEDT et al. 1990) und mit ihnen die Biomasse. Bei Verwendung formolfixierter Proben kommt es durch den schwer quantifizierbaren Massenverlust zu Unterschätzungen der Biomasse (GIGUÈRE et al. 1989). Dieser Gewichtsverlust ist in den ersten Tagen und Wochen der Lagerung am größten. Da die Proben dieser Arbeit vor ihrer Bearbeitung mehr als 6 Monate gelagert hatten, sind die zu erwartenden Massenverluste der einzelnen Proben sehr ähnlich.

Gemeinschaftsanalyse, Diversität, Äquität

Für die Gemeinschaftsanalyse wurden mit der Multidimensionalen Skalierung und der Similaritätsanalyse allgemein anerkannte Verfahren angewandt. Jedoch sind die Ergebnisse nicht direkt übertragbar, da sie von der Transformation der Daten, dem verwendeten Similaritätsindex, sowie dem Grad der taxonomischen Aufgliederung (LEGENDRE & LEGENDRE 1983) abhängen. Die 4te-Wurzel-Transformation der Daten in Kombination mit dem Bray-Curtis-Similaritätsindex findet häufige Verwendung in meeresökologischen Arbeiten (z.B. LONGHURST 1985, PIEPENBURG 1988, MUMM 1991, RICHTER 1994, HANSEN 1997). Diversität und Äquität sind von der Fangmethode (McGOWAN & FRAUNDORF 1966) und dem Probenumfang, sowie ebenfalls von dem Niveau der taxonomischen Aufgliederung abhängig und deshalb auch nur bedingt übertragbar.

Biochemische Untersuchungen

Bei der Probennahme von Organismen für biochemische Analysen ist auf kurze Schleppzeiten bzw. Vertikalholts der Netze zu achten, um eine Überfüllung der Netze mit gefangenen Organismen und dementsprechend den Streß und das Risiko der Beschädigung für die Tiere zu minimieren (MAYZAUD 1986a). Die Zeitspanne zwischen Fang und Konservierung der Organismen soll so gering wie möglich sein und das Sortieren der Fänge an Bord soll, wenn nötig, in einem Kühllabor erfolgen (HOPKINS et al. 1984a, MAYZAUD 1986a). Die Konservierung und Lagerung der Proben erfolgt sowohl für die Messung der Verdauungsenzymaktivitäten als auch für die Lipidanalytik am besten in flüssigem Stickstoff (-196°C) oder bei -70°C in der Tiefkühltruhe (CHRISTIE 1982, HASSETT & LANDRY 1982, HEAD & CONOVER 1983). Eine weitere Konservierungsmöglichkeit besteht für die Lipidproben darin, daß sie direkt im Extraktionsmittel (Dichlormethan/Methanol-Gemisch, 2:1) bei -25 bis -30°C bis zur Analyse aufbewahrt werden. Einfaches Einfrieren der Proben bei Temperaturen $>-30^{\circ}\text{C}$ über einen längeren Zeitraum kann bei den Verdauungsenzymen zu einem deutlich Verlust in der Anfangsintensität führen (MAYZAUD 1986a). Bei den Lipiden können sich durch ineffektives Einfrieren ($>-20^{\circ}\text{C}$) nach CHRISTIE (1982) größere Mengen freier Fettsäuren bilden, die eine Veränderung in der Lipidzusammensetzung durch autolytische Prozesse anzeigen, z.B. Hydrolyse von Phospholipiden. Die obigen Punkte zur Vermeidung von Verlusten wurden bei der Probennahme für diese Arbeit alle berücksichtigt.

Trypsinaktivitätsbestimmung

Die für Fischlarventrypsin ermittelten optimalen Meßbedingungen (Temperatur, pH, Zykluszeit, Substratkonzentration, etc.) wurden übernommen und stellten sich auch für die Messungen am Copepodentrypsin als geeignet heraus. Da Trypsin eine alkalische Protease ist, weisen Arbeiten aus der Literatur trotz anderer Methodik ähnliche Meßbedingungen bezüglich des pH-Werts auf (7,5-8,5: SAMAIN et al. 1977, HIRCHE 1983, 1989, MAYZAUD et al. 1984, HARRIS et al. 1986, MAYZAUD 1986a). Deutliche Unterschiede zu der in der vorliegenden Arbeit verwendeten Meßtemperatur von 30°C zeigt jedoch die den obigen Studien verwendete Meßtemperatur von $40-50^{\circ}\text{C}$ (z.B. SAMAIN et al. 1977, HIRCHE 1983). Enzym-katalysierte Reaktionen sind empfindlich gegenüber Temperaturänderungen und die Reaktionsgeschwindigkeit steigt mit der Temperatur an (STRYER 1991). Allerdings setzten ab einer ausreichend hohen Temperatur Denaturierungsprozesse der Proteine ein, die eine Abnahme der Enzymaktivität zur Folge haben. Die molekulare Fluoreszenz ist ebenfalls anfällig gegenüber Temperaturänderungen, wobei die Fluoreszenzausbeute mit steigender Temperatur sinkt (GUILBAULT 1973) und die Autohydrolyse mit der Temperatur zunimmt.

Die konstante Temperatur von 30°C wurde von UEBERSCHÄR (1995) als optimal ermittelt, da sie einen hohen Substratumsatz bei geringer Autohydrolyse des Substrats gewährleistet. Die verwendete Substratkonzentration von 0,2 mmol war für die Copepodentrypsine gut geeignet. Es trat keine Substrathemmung auf. Die kleineren Schwankungen um die Regressionskurve in diesem Konzentrationsbereich sind aufgrund der hohen Empfindlichkeit der Methodik eher Fehlern bei der Handhabung zuzuschreiben als einer einsetzenden Substrathemmung. Diese Annahme wird dadurch unterstützt, daß die beobachteten Abweichungen bei dem empfindlicheren, d.h. spezifischeren Substrat BZ auftraten, bei dem Substrat Z hingegen kaum zu verzeichnen waren.

Es wurden gegenüber UEBERSCHÄR (1988) einige Modifikationen zur Verbesserung der Fluoreszenzausbeute vorgenommen. Zum einen konnte durch die technische Verbesserung mit Hilfe verspiegelter Küvetten eine bis zu mehr als vierfache Empfindlichkeitssteigerung erreicht werden. Zum anderen wurde das Substratderivat für alle Messungen an Copepodentrypsinen verwendet. Das Copepodentrypsin zeigt eine deutlich höhere Affinität zum Substrat BZ im Vergleich zum Substratderivat Z. Das Substrat BZ-Copepodentrypsin-System ist in diesem Fall optimal.

Wie die Linearitäts- und Proportionalitätsprüfung zeigte, waren diese für das Trypsin aus Copepoden-Homogenat gewährleistet und gut reproduzierbar. Eine Erhöhung der Homogenatmenge hatte eine proportional dazu gesteigerte Trypsinaktivität zur Folge. Die Übertragbarkeit der für Messungen an Fischlarven entwickelten Methode war ebenfalls gewährleistet. Ein Vorteil der fluoreszenzphotometrischen Methode gegenüber konventionellen chromogenen oder spektrophotometrischen Methoden (ERLANGER et al. 1961, BERGMAYER 1977, 1983, SAMAIN et al. 1977, MAYZAUD 1980a) ist, daß zur Trennung der Trypsinmoleküle von den Zelltrümmern der Ganzkörperhomogenate aus den Organismen nur ein Reinigungsschritt, die Zentrifugation, erforderlich ist. Dies vermeidet zusätzliche Fehlerquellen und verringert Aktivitätsverluste.

Ein Effekt, der zu einer Überschätzung der Trypsinaktivität *in vivo* führen kann, ist die Autoaktivierung von frei im Homogenat vorliegendem Trypsinogen in aktives Trypsin (HJELMELAND 1995). Ständige Eiskühlung der Homogenate während der Analyse verhindert nach BERGMAYER (1983) eine solche Autoaktivierung.

Die Ergebnisse dieser Arbeit, die mit der fluoreszenzphotometrischen Technik erzielt wurden, sind nicht direkt übertragbar, wenn eine andere Bezugsgröße zur Quantifizierung der

Trypsinaktivität als das hydrolysierte Substrat MCA pro Zeiteinheit verwendet wurde. Dies schränkt die Vergleichbarkeit der direkten Werte mit anderen Studien ein, aber in der Regel nicht die der Trends.

Bestimmung des Gesamtlipidgehalts

Die Gesamtlipidmassen wurden in dieser Arbeit nicht auf die auch übliche Trockenmasse bezogen (z.B. CHRISTIE 1982, HOPKINS et al. 1984a, HAGEN 1988), sondern pro Individuum angegeben. Dies begründet sich darin, daß die Proben an Bord direkt ins Extraktionsmittel überführt wurden und so keine Trockenmassebestimmung an diesen Individuen erfolgte. Mittlere Individualmassen können, wie im Punkt Biomasseberechnung bereits besprochen, saisonal und regional zwischen und innerhalb von Populationen stark schwanken. Eine Verwendung von publizierten Trockenmassen würde zu einer großen Ungenauigkeit in der Probeneinwaage führen, wie im Folgenden erläutert wird. Die hier angewandte gravimetrische Methode der Lipidextraktion nach FOLCH et al. (1957) hat zwei Hauptfehlerquellen, die Probenmasse und die Extraktion selbst, die von HOPKINS et al. (1984a) ausführlich diskutiert werden. Laut den Autoren sinkt der prozentuale Anteil der Lipidmasse an der Trockenmasse mit steigender Probeneinwaage signifikant. Die Reproduzierbarkeit der Methodik steigt dabei mit der Probeneinwaage, da der Variationskoeffizient abnimmt. Allerdings erhöht sich die Ungenauigkeit der Methode bei Annäherung an die Einwaagegrenzen. Da in dieser Arbeit Gesamtlipidmassen im μg -Bereich festgestellt wurden, der methodische Fehler sich aber im mg -Bereich niederschlägt, ist mit einem großen Unsicherheitsfaktor in der Lipideinwaage zu rechnen. Eine bessere Methode für geringe Lipidmassen wäre die photometrische Methode nach ZÖLLNER & KIRSCH (1962) oder BARNES & BLACKSTOCK (1973). Die Wäageungenauigkeit wird durch die im Verhältnis zur Lipidmasse sehr schweren Probengläser noch vergrößert.

Zum zweiten Punkt, der Extraktion, äußern sich HOPKINS et al. (1984a) dahingehend, daß bei lipidreichen Proben ($> 40\%$ TM) zwei Extraktionsschritte ausreichten. Die von FOLCH et al. (1957) geforderten drei Extraktionsschritte bedeuteten einen über die geringe Mehrausbeute an Lipid nicht gerechtfertigten zeitlichen Mehraufwand, da in Versuchen von HOPKINS et al. (1984a) bereits mit dem ersten Extraktionsschritt 95% des extrahierbaren Lipids gewonnen werden konnten. HOPKINS et al. (1984a) zeigen, daß es insgesamt eher zu einer Überschätzung des Gesamtlipidgehalts kommt als zu einer Unterschätzung. Gründe hierfür sind an das Lipid bindendes Lösungsmittel, Kontamination der Lipidphase durch KCl und Salze aus der wäßrigen Phase bei unsauberem Überführen, sowie nachweislich keine Verluste von reinem Lipid während der Extraktion. Die Bearbeitung der Proben dieser Studie erfolgte mit der größtmöglichen Genauigkeit, so daß der letzte Tropfen der Lipidphase vor

der wäßrigen Phase stets verworfen wurde. Mit den zur Extraktion durchgeführten zwei Extraktionsschritten und den für die kleinen Copepodenarten bekannten niedrigen Individualmassen, kann für diese Arbeit eher von einer Unterschätzung der Gesamtlipidmasse ausgegangen werden.

Bestimmung der Fettsäuren und Fettalkohole

Mit der gaschromatographischen Analytik von KATTNER & FRICKE (1986) steht eine einfach und schnell anzuwendende, sowie gut reproduzierbare Methode zur Bestimmung der Fettsäuren- und Fettalkoholzusammensetzung von Lipidextrakten zur Verfügung. Kurze Analysenzeiten reduzieren nach Angaben der Autoren ebenso wie die wenigen Bearbeitungsschritte die Verluste von Bestandteilen während der Analyse, z.B. von mehrfachungesättigten Fettsäuren. Die Auftrennung der Lipidbestandteile läßt sich durch Variation der Trägerflußraten optimieren. Störungen in Form zusätzlicher Gipfel (peaks) auf dem Chromatogramm können allerdings von Kohlenhydraten und Phthalatestern aufgrund der hohen Auflösung hervorgerufen werden.

5.2 Gesamtabundanz und Gesamtbiomasse

Unterschiedliche Tiefenstufenintervalle, verschiedene Netztypen und Maschenweiten, sowie eine Probennahme zu verschiedenen Jahreszeiten erschweren den Vergleich der ermittelten Abundanz- und Biomassedaten mit Ergebnissen aus der Literatur. Jedoch sind die Biomassewerte unempfindlicher gegenüber Effekten, die durch unterschiedliche Maschenweiten hervorgerufen werden (MUMM et al. 1998), denn für die Biomasse spielen vor allem die größeren Arten eine Rolle. Deren Fängigkeit wird durch kleinere Maschenweiten nicht beeinflusst. Daten mit unterschiedlichen Tiefenstufenintervallen werden durch integrierte Abundanz- und Biomassewerte vergleichbar. Saisonale Unterschiede werden beim Vergleich der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit mit Ergebnissen anderer Autoren berücksichtigt.

Beckenstationen:

Die beiden tiefen Stationen (St. 19, 21) des Grönlandbeckens (arktische Domäne) zeigen ein ausgeprägtes exponentielles Konzentrationsgefälle bei Abundanz und Biomasse mit zunehmender Tiefe. St. 19 (zentraler Grönlandseewirbel) zeichnet sich im Vergleich zu St. 21 (westlicher Grönlandseewirbel) durch deutlich höhere Konzentrationen von Abundanz (um eine Größenordnung) und Biomassen (um Faktor 2) aus. Das Verteilungsmuster ist auf den beiden Stationen gleich und entspricht dem von RICHTER (1994) ermittelten vertikalen

Verteilungsmuster im Juni im zentralen Grönlandseewirbel. Auf St. 19 (arktische Domäne) entfallen 58% der Gesamtabundanz auf den Bereich von 0-50 m ($5401 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-3}$). RICHTER (1994) stellt für Juni im zentralen Grönlandseewirbel ebenfalls eine hohe Aggregation der Individuen in den oberen 100 m fest mit $5800 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-3}$ (79% der Gesamtabundanz). Diese Werte übersteigen die von Hopkins (1969a) für das Kanadische Becken nördlich von Grönland um ein Vielfaches. Er berichtet von $56 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-3}$ für die oberen 200 m. Ebenfalls deutlich niedrigere Werte ermittelt AUEL (1995) für die zentralen Becken des Nordplarmeers im September ($268 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-3}$ in 0-50 m Tiefe).

Die Gesamtabundanz setzt sich auf St. 19 und 21 hauptsächlich aus Nauplien (wahrscheinlich *Calanus*) und kleinen cyclopoiden und calanoiden Copepoden (z.B. *Oithona similis*, *Pseudocalanus minutus*) zusammen. Diese kleinen Copepoden haben in der Grönlandsee einen Anteil von >85% an der Gesamtabundanz (RICHTER 1994). Auch GRAINGER (1989) stellt ein häufiges Auftreten kleiner Copepodenarten im Oberflächenbereich des zentralen Nordplarmeers fest und im Sommer eine Konzentration der Gesamtabundanz an der Oberfläche.

Die in der vorliegenden Arbeit für St. 19 (Ende Mai) über 1000 m integrierte Biomasse von $12 \text{ g TM} \cdot \text{m}^{-2}$ stimmt gut mit den von RICHTER (1994) im Jahresmittel für den Grönlandseewirbel ermittelten $13,5 \text{ g TM} \cdot \text{m}^{-2}$ 0-1000 m überein. Auch der von RICHTER (1994) für die angrenzende Norwegensee aus Ergebnissen von WIBORG (1954) berechnete Biomassewert von $12 \text{ g TM} \cdot \text{m}^{-2}$ liegt in diesem Bereich. St. 21 hat eine etwas niedrigere Biomasse von $10 \text{ g TM} \cdot \text{m}^{-2}$ (0-1000 m) als St. 19. Eine Abnahme der Biomasse von Ost nach West (von der arktischen hin zur polaren Domäne) stellt auch RICHTER (1994) fest. Weitere vergleichbare Werte liegen für die Grönlandsee (0-500 m) mit $8,5 \pm 4,1 \text{ g TM} \cdot \text{m}^{-2}$ im Jahresmittel vor (MUMM et al. 1998), die den entsprechenden Werten ($8-11 \text{ g TM} \cdot \text{m}^{-2}$) in der vorliegenden Arbeit ähneln. HIRCHE & KWASNIEWSKI (1997) ermittelten für die zentrale Grönlandsee im Juni eine Biomasse von $8 \text{ g TM} \cdot \text{m}^{-2}$ für die oberen 200 m, was wiederum sehr gut mit der hier ermittelten Biomasse übereinstimmt. Die Konzentration der Biomasse in den oberen 200 m wird von RICHTER (1994) für die Verteilung im Juni gezeigt.

Die große herbivore Copepodenart *Calanus hyperboreus* dominiert mit einem Anteil von >78% die Biomasse der oberen 50 m (43% der Gesamtbio-masse 0-2000 m) auf Station 19 und 21, dessen Rolle dann, allerdings in geringerem Umfang, in 50-100 m Tiefe auf St. 19 von *Metridia longa* (29%) übernommen wird. *C. finmarchicus* hat auf St. 21 in 50-100m Tiefe einen höheren Anteil von 29% als auf St. 19 (5%). RICHTER (1994) ermittelt für *C. hyperboreus* in der Grönlandsee einen Anteil von einem Drittel der Gesamtbio-masse, was

etwas niedriger verglichen mit der vorliegenden Arbeit ist. Einen wichtigen Anteil an der Biomasse haben nach RICHTER (1994) neben *C. hyperboreus* auch Chaetognathen und andere Crustaceen wie Ostracoden und Euphausiaceen. Dies wird von MUMM et al. (1998) bestätigt.

Die hier für die tiefen Stationen des Grönlandbeckens ermittelte Verteilung der Abundanz und Biomasse stimmt gut mit anderen Studien aus der Grönlandsee und aus dem benachbarten Nordpolarmeer überein. Die absoluten Abundanzen differieren im saisonalen und regionalen Vergleich, wohingegen die über die Tiefe integrierte Biomasse sehr konstant bleibt. Dies begründet sich in den ähnlichen Lebenszyklen der großen Copepodenarten in den benachbarten Meeresgebieten, die die Biomasse dominieren. Die Vertikalwanderungen dieser Copepodenarten bewirken eine saisonale Verschiebung der Biomasse, jedoch keine tiefgreifende Veränderung.

Schelfstationen:

Der Trend der Abnahme der Gesamtabundanz und -biomasse von Ost nach West setzt sich über den Grönlandseewirbel hin zum Ostgrönlandstrom weiter fort. Die beiden Schelfstationen zeigen niedrigere Konzentrationen von Abundanz und Biomasse. So sind in den oberen 200 m von St. 23 nur noch $4,9 \cdot 10^4 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ (arktisch/polare Domäne) und $3,1 \cdot 10^4 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ auf St. 24 (polare Domäne) festzustellen, im Vergleich zu $37,8 \cdot 10^4 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ auf St. 19 und $7,4 \cdot 10^4 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ auf St.21 (arktische Domäne). St. 23 zeigt das typische Profil der vertikalen exponentiellen Abnahme der Abundanz mit der deutlich höchsten Konzentration in der Oberflächenschicht. Das Bild ähnelt also noch dem der tiefen Stationen. Abundanz und Biomasse sind auf St. 24 deutlich niedriger als auf den östlicheren Stationen. Die Oberflächenwerte sind höher als die darunterliegenden, aber es läßt sich kein deutliches Muster mehr im Vertikalprofil erkennen. Das liegt sowohl an der geringen Zahl der Tiefenstufen, als auch an den niedrigen Werten (v.a. bei der Biomasse).

Ein Vergleich der Individuenzahlen der oberen 50 m mit Werten aus dem flachen Laptevmeer zeigt, daß die Werte dieser Studie ($1\text{-}2 \cdot 10^4 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$) im Bereich der von HANSEN (1997) ermittelten Gesamtbestände von $1\text{-}3 \cdot 10^4 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ liegen. Diese Übereinstimmung ist erstaunlich, da es sich beim Laptevmeer um ein sehr flaches Randmeer aus der zentralen Arktis handelt, das starkem Süßwassereinfluß (Flußeintrag) ausgesetzt ist. Im Gegensatz dazu ist der Süßwassereinfluß durch Flußeintrag auf dem Ostgrönlandschelf geringer. Die Daten von HANSEN (1993) aus dem eisfreien Barentsmeer ($2 \cdot 10^4 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$) liegen ebenfalls in diesem Bereich, obgleich die beprobten Gebiete des Barentsmeer deutlich

tiefer waren. Das Barentsmeer unterliegt wie die Grönlandsee sowohl atlantischem als auch polarem Einfluß. WESLAWSKI et al. (1997) stellen im Mai/Juni für die flachen Bereiche des Ostgrönlandschelfs bei 80°N eine Zooplanktonkonzentration von 117-700 Ind. · m⁻³ fest. Die Konzentration der oberen Tiefenstufen Anfang Juni von St. 23 (298-729 Ind. · m⁻³) und St. 24 (123-324 Ind. · m⁻³) liegen in diesem Bereich.

In den flachen Gebieten des Ostgrönlandschelfs dominieren Copepoden-Nauplien und kleine cyclopoide Copepoden (WESLAWSKI et al. 1997). Dieser Befund wird durch die vorliegende Arbeit bestätigt, wobei 57% der ermittelten Gesamtabundanz von St. 23 auf die kleinen cyclopoiden und calanoiden Copepoden entfallen. Auf St. 24 treten auch vermehrt Nauplien auf (33%).

Die Biomasse der oberen 200 m beträgt auf St. 23 (arktisch/polare Domäne) 3 g TM · m⁻² und 2 g TM · m⁻² auf St. 24 (polare Domäne), verglichen mit 9,6 bzw. 5,8 g TM · m⁻² (0-200 m) auf St. 19 bzw. 21 (arktische Domäne). HIRCHE et al. (1994) ermitteln für den nördlichen Ostgrönlandschelf im Juni eine Biomasse von 2,3 g TM · m⁻² (0-100 m) und ASHJIAN et al. (1997) eine Biomasse im Juli/August von 2,5 g TM · m⁻² (0-100 m). Diese Werte ist gut mit den in der vorliegenden Arbeit für den Bereich von 0-100 m ermittelten Biomassen (2,3 und 1,2 g TM · m⁻² auf St. 23 und 24) vergleichbar. Der stetige Rückgang der Biomasse von den tieferen Bereichen hin zum flachen Schelf wird auch von HIRCHE & KWASNIEWSKI (1997) festgestellt. Sie verzeichnen eine Abnahme der Biomasse in der nordöstlichen Grönlandsee von 10,6 auf 0,2 g TM · m⁻² von den tieferen Trögen im Bereich der Schelfkante und östlich davon hin zu den flachen Gebieten des Ostgrönlandschelfs. Diese gegenüber der vorliegenden Arbeit deutlich erhöhten Maximalwerte lassen sich durch das unterschiedliche Probennahmegebiet erklären, denn HIRCHE & KWASNIEWSKI (1997) arbeiteten in der Nordostwasser-Polynja. Dort dominieren große herbivore calanoide Copepodenarten (*C. glacialis*, *C. hyperboreus*) die Biomasse. Im Gegensatz dazu ermitteln WESLAWSKI et al. (1997) für das flache Polynja-Gebiet des Ostgrönlandschelfs eine Biomasse von 0,3-0,9 g TM m⁻², was der unteren Grenze von HIRCHE & KWASNIEWSKI (1997) entspricht. Die Biomasse wurde bei WESLAWSKI et al. (1997) von Copepoden-Nauplien und Copepoditen, sowie von *Oithona similis* dominiert. Die Autoren machen hierfür die küstennahe Probenahme verantwortlich, denn *C. hyperboreus* ist eine ozeanische Art und im neritischen Bereich unbedeutend. HIRCHE & KWASNIEWSKI (1997) stellen fest, daß ca. zwei Drittel der Biomasse in den oberen 100 m aggregiert sind.

In der vorliegenden Arbeit dominieren *C. finmarchicus* (50%) und *C. hyperboreus* (42%) die Biomasse der oberen 50 m auf St. 23. Auf St. 24 dominiert ebenfalls *C. finmarchicus* (64%)

die Biomasse (0-50 m), jedoch nicht *C. hyperboreus* (<10%), was in der ozeanischen Lebensweise mit großen Vertikalwanderungen begründet ist. Der neritische Schelfbereich ist zu flach für diese Migrationen. *C. glacialis* ist auf dem Schelf in der polaren Domäne (St. 24) nur in geringen Konzentrationen vorhanden (<2% der Abundanz, <6% der Biomasse), was für diese Region untypisch ist. Dieser Befund wäre durch das Auftreten modifizierter atlantischer Wassermassen des Atlantischen Rückstroms auf dem Schelf zu erklären, allerdings zeigt das Temperaturprofil eindeutig polare Wassermassen auf St. 24 an.

Die hier für die flachen Stationen des Ostgrönlandschelfs ermittelten Abundanzen und Biomassen stimmen im allgemeinen gut mit anderen Studien in diesem Gebiet überein, ebenso die dominanten Arten. Im Vergleich mit speziellen Gebieten wie der Polynja zeigen die Werte größere Diskrepanz. Die sehr gute Übereinstimmung der Abundanz und Biomasse der untersuchten Gebiete in der Grönlandsee mit anderen Randmeeren ist für das Barentsmeer aufgrund der ähnlichen Hydrographie naheliegend, bezogen auf das Laptevmeer jedoch ein besonderes Merkmal.

Somit liegt aufgrund der Zooplanktonverteilung, den Biomassewerten und dem verstärkten Auftreten von Nauplien, was eine Reproduktionstätigkeit anzeigt, auf den ozeanischen Stationen im Grönlandseewirbel eine Frühjahrssituation vor. Diese Beckenstationen sind gegenüber den Stationen auf dem Ostgrönlandschelf saisonal weiter fortgeschritten. Die östlichere Schelfstation bildet den Übergang zu einer Spätwintersituation, die für die westlichste Station auf den Ostgrönlandschelf aus obigen Gründen postuliert wird.

5.3 Gemeinschaftsanalyse

Die multivariate Similaritätsanalyse ergibt drei Zooplanktongemeinschaften, wobei der bestimmende Faktor in der Anordnung der Proben die Tiefenzonierung ist. Diese Mesozooplanktongemeinschaften können entsprechend der Tiefenverteilung der Wassermassen charakterisiert werden, wobei berücksichtigt werden muß, daß die in der Similaritätsanalyse festgelegten Tiefenstufen nicht genau mit den Grenzen der Wassermassen übereinstimmen. Das Mesozooplankton der Gruppierung Oberfläche (0-50 m) bildet die Gemeinschaft des polaren Oberflächenwassers (0-ca. 80 m). Typische Vertreter sind die kleinen cyclopoiden Copepoden (*Oithona similis*), sowie die großen *Calanus*-Arten (*Calanus hyperboreus*, *C. finmarchicus*). Die ebenfalls in großen Konzentrationen vorhandenen Nauplien wurden nicht bestimmt, es handelt sich aufgrund der Größe wahrscheinlich um *Calanus*-Nauplien.

Die die sich anschließende Gruppierung Mitte (50-500 m) bildet die Gemeinschaft des Arktischen Zwischenwassers. Diese Wasserschicht, in der die Halokline liegt, erstreckt sich über dem Grönlandbecken von ca. 80 m Wassertiefe bis in eine Tiefe von 800-1000 m. Die für das Zwischenwasser typischen Vertreter aus den Copepodenfamilien der Aetideiden und Euchaetiden sind auch hier vorhanden, dominierend sind kleine cyclopoide (*O. similis*), poecilostomatide (*Oncaea borealis*) und calanoide (*Pseudocalanus minutus*, *Microcalanus pygmaeus*) Copepoden.

Das Mesozooplankton der Gruppierung Tiefe (500-2000 m bzw. Boden) bildet die Gemeinschaft des Grönlandseetiefenwassers. Dieses liegt im Grönlandseebecken ab 700-1000 m vor. Die dafür charakteristischen Cnidarier und Copepoden (Aetideiden, Scolecithriciden) waren auch hier vorhanden.

Regionale Unterschiede in der Zusammensetzung des Mesozooplanktons sind von untergeordeter Bedeutung und nicht signifikant. Richter (1994) betont ebenfalls die Tiefenzonierung als dominanten Faktor bei der Bildung von Zooplanktongemeinschaften in der Grönlandsee. Zu diesem Ergebnis gelangen auch AUEL (1995) und HANSEN (1997) für das zentrale Nordpolarmeer und das Nansenbecken. In diesen Arbeiten entspricht das Verteilungsmuster der Zooplanktongemeinschaften ebenfalls der vertikalen Schichtung der charakteristischen Wassermassen. Große herbivore calanoide Copepoden sind an der Oberfläche, kleine cyclopoide und calanoide Copepoden an der Oberfläche, sowie im Zwischenwasser dominant. Typische carnivore und omnivore Arten treten in größeren Tiefen auf (RICHTER 1994, AUEL 1995, HANSEN 1997).

Somit fügt sich der Befund dieser Arbeit in die Reihe der Ergebnisse anderer Studien aus benachbarten Gebieten der Arktis ein. Die Ähnlichkeit im Verteilungsmuster und die Übereinstimmung im ausschlaggebenden Faktor Wassertiefe bei der Abgrenzung der Zooplanktongemeinschaften machen die Bedeutung der großräumigen, stabilen Strömungssysteme für die Verteilung der Arten deutlich.

5.4 Artenzahl, Diversität, Äquität

Bei der Analyse der in dieser Studie ermittelten Diversitätsunterschiede der Gemeinschaften ist kein direkter Vergleich mit anderen Studien möglich, da die taxonomische Aufspaltung nur für diese Arbeit spezifisch ist. Generell läßt sich eine deutliche Abnahme der Diversität des Zooplanktons von niedrigen Breiten hin zu hohen Breiten erkennen (HEMPEL 1985).

Die Diversität der in dieser Arbeit untersuchten Mesozooplanktongemeinschaften nimmt mit der Tiefe signifikant zu. Dabei steigt auch die Artenzahl, während sich die Äquität nicht signifikant mit der Tiefe ändert. Das bedeutet, daß die Diversität hier vor allem durch die Artenzahl bestimmt wird. Dies bestätigt MUMM (1991) auch für das südliche Nansenbecken. RICHTER (1994) stellt für den Grönlandseewirbel ebenfalls eine mit der Tiefe ansteigende Diversität und Artenzahl fest. Diese reduzieren sich aber unterhalb von 1500 m wieder. Dieser Effekt kann in der vorliegenden Arbeit durch die Probennahme in einer geringeren maximalen Tiefenausdehnung (0-2000 m) nicht festgestellt werden. RICHTER (1994) zeigt, daß sowohl die Artenzahl als auch die Äquität die Diversität bestimmen. Dagegen wird die Diversität im Nansenbecken vor allem durch die Äquität bestimmt (HANSSEN 1997), wobei Diversität und Artenzahl ebenfalls mit der Tiefe zunehmen.

Diese Ergebnisse zeigen, daß trotz des ähnlichen Verteilungsmusters der Mesozooplanktongemeinschaften in den einzelnen Meeresgebieten die Diversität dieser Gemeinschaften durch unterschiedliche Faktoren bestimmt wird.

5.5 Bedeutung kleiner Copepodenarten

Oithona similis dominiert mit 36% der Gesamtabundanz an der Oberfläche und im Arktischen Zwischenwasser (35%), ist aber im Grönlandseetiefenwasser kaum noch vertreten (2%). Das überaus häufige Auftreten von *O. similis* im Oberflächenwasser wird sowohl von RICHTER (1994) für die Grönlandsee als auch von HANSSEN (1997) für das Nansenbecken bestätigt. Diese kosmopolitische Art, die in fast allen Weltmeeren zu finden ist, wird durch ihr ubiquitäres Auftreten auf dem Schelf wie in der Tiefsee gekennzeichnet (PAVSHTIKS 1971, CONOVER & HUNTLEY 1991, METZ 1993, 1996, GONZÁLEZ & SMETACEK 1994). RICHTER (1994) beschreibt eine ganzjährig hohe Konzentration dieser Art im Epipelagial bei großräumiger vertikaler Verteilung von 0-1000 m über das gesamte Jahr. Die ganzjährige Aktivität (RICHTER 1994) verbunden mit einer ausgedehnten Reproduktionsphase (PAFFENHÖFER 1993), sowie einer opportunistischen Ernährungsweise

(GONZÁLEZ & SMETACEK 1994, CRIPPS & HILL 1998) machen *O. similis* im Arktischen Mittelmeer zu einer sehr erfolgreichen Arten.

Oncaea borealis zeigt im Vergleich zu *O. similis* eine umgekehrte Verteilung in den Anteilen an der Gesamtabundanz, mit geringer Präsenz an der Oberfläche, einem relativ häufigen Auftreten im oberen Zwischenwasser, aber einer deutlich erhöhten Abundanz ab 500 m Tiefe auf mehr als ein Drittel der Gesamtabundanz. *O. borealis* stellt auch bei RICHTER (1994) die zweitwichtigste Mesozooplanktonkomponente dar, auf die ein Fünftel der Gesamtabundanz entfällt. Höchste Konzentrationen werden dort ganzjährig im Arktischen Zwischenwasser erreicht, größere Vorkommen sind an der Oberfläche nur im Spätsommer zu verzeichnen. HANSSSEN (1997) schreibt *O. borealis* ebenfalls eine wichtige Rolle in der Gemeinschaft des Mesopelagials zu. Die Gattung *Oncaea* ist ebenfalls in den meisten Meeresgebieten des Weltozeans vertreten und ähnelt in ihrem ubiquitären, opportunistischen Auftreten der Art *Oithona similis* (BÖTTGER-SCHNACK et al. 1989, PAFFENHÖFER 1993, METZ 1996). *O. borealis* ist eine an polare Bedingungen angepaßte Art der arktischen und polaren Wassermassen (RICHTER 1994). Die Aufteilung Abundanzen in der Wassersäule und das bei beiden sehr diverse Nahrungsspektrum läßt *O. similis* und *O. borealis* beide in hohen Abundanzen in der Grönlandsee vorkommen.

Pseudocalanus minutus tritt nur im Arktischen Zwischenwasser in größerer Konzentration auf, allerdings beläuft sich der relative Anteil an der Gesamtabundanz hier nur auf 5%. Dieser im Vergleich zu den vorangegangenen Arten geringere Anteil wird von RICHTER (1994) ebenfalls festgestellt. *P. minutus* erreicht seine maximale Abundanz in der Grönlandsee erst Ende des Sommers. Dies stellt auch NORRBIN (1991) für das Barentsmeer fest. Während der Winter- / Frühjahrs-Übergangsperiode sind die Individuen hauptsächlich zwischen 200-400 m Tiefe konzentriert. Ein Auftauchen von Individuen im Epipelagial zeigt nach RICHTER (1994), daß die Frühjahrmigration aus größeren Tiefen bereits begonnen hat. Da die Präsenz an der Oberfläche (3% der Abundanz) größer ist als in der Tiefe (1%), läßt sich für die in der vorliegenden Arbeit untersuchten *P. minutus* Individuen ein Übergang von Winter- zu Frühjahrsbedingungen feststellen.

Microcalanus pygmaeus dominiert zusammen mit *Oncaea borealis* das untere Zwischenwasser, mit einem Drittel der Gesamtabundanz ab 500 m Tiefe. Dieser Befund wird sowohl von RICHTER (1994) für die Grönlandsee als auch von HANSSSEN (1997) für das Nansenbecken festgestellt. NORRBIN (1991) zeigt für das Barentsmeer ab 200 m Tiefe wesentlich höhere Konzentrationen als in den oberen 50 m. Über Vertikalwanderungen von *M. pyg-*

maeus in der Grönlandsee ist wenig bekannt, jedoch stellt HANSSEN (1997) eine unterschiedliche Tiefenzonierung der verschiedenen Stadien fest. Die Vertikalverteilung wird nach HANSSEN (1997) unter anderem durch die Eisbedeckung beeinflusst, mit einer Konzentration der Individuen in eisfreien Gebieten zwischen 50-200 m, bei starker Eisbedeckung unterhalb von 200 m. Dies deutet auf eine Migration hin. In der vorliegenden Arbeit ist für *M. pygmaeus* im untersuchten Gebiet von einer Winter- / Frühljahrs-Übergangsperiode (starke bis mäßige Eisbedeckung) auszugehen.

Die Bedeutung der kleinen Copepodenarten für die Zooplanktongemeinschaften ist somit in allen Tiefenschichten bezüglich der Abundanz groß (41-71%), jedoch ist der relative Anteil dieser Arten an der Gesamtbiomasse aufgrund ihrer geringen Körpermasse gering (<10%). Die geringe Körpergröße ist es allerdings, die diesen Arten eine wichtige Rolle im planktischen Nahrungsgefüge zukommen läßt (NORRBIN 1991, METZ 1996, HANSSEN 1997) als ideale Beute für carnivore Plankter wie z.B. Copepoden (Aetideidae, Euchaetidae), Chaetognathen, Ctenophoren und Fischlarven (HOPKINS 1985, KELLERMANN 1987, CONOVER & HUNTLEY 1991).

5.6 Trypsinaktivitätsmessungen in polaren bis borealen Gebieten

Es gibt ein breites Spektrum an Arbeiten zu den Verdauungsenzymen bei höheren Crustaceen aus den 60iger Jahren (z.B. VAN WEEL 1960, BARRINGTON 1962). Die meisten Untersuchungen zur Verdauungsenzymaktivität bei Copepoden wurden, abgesehen von den frühen Arbeiten von BOND (1934) und HASLER (1937) über Hydrolyseprozesse bei *Calanus finmarchicus*, erst ab Mitte der 70iger und vor allem in den 80iger Jahre durchgeführt (MAYZAUD 1986a). Trotz der Vielzahl an Arbeiten aus unterschiedlichen Meeresgebieten (z.B. MAYZAUD & CONOVER 1976, SAMAIN et al. 1981, HIRCHE 1981, HALLBERG & HIRCHE 1980, HASSETT & LANDRY 1983, 1988, GAUDY & BOUCHER 1983, BAARS & OOSTERHUIS 1984, ROCHE-MAYZAUD et al. 1991, HASSETT 1994) ist die Zahl der Studien an Copepoden aus hohen Breiten relativ gering. Im folgenden soll ein kurzer Überblick über die wichtigsten Arbeiten zur Trypsinaktivität, bzw. Proteaseaktivität bei Copepoden aus polaren bis borealen Gebieten gegeben werden (Tab. 5.1). Die Ergebnisse dieser Studien werden in der sich anschließenden Diskussion der ermittelten Trypsinaktivitäten mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit verglichen. Dabei muß berücksichtigt werden, daß aufgrund der abweichenden Methodik nur allgemeine Trends, jedoch nicht die direkten Werte verglichen werden können.

Untersuchungen von **TANDE & SLAGSTAD (1982)** im Balsfjord (Nordnorwegen) zeigten eine saisonale Veränderung in der spezifischen Trypsinaktivität von *Calanus finmarchicus* Weibchen und CV-Copepoditen. Die Weibchen hatten im Frühjahr niedrigere spezifische Trypsinaktivitäten als im Sommer und zwei- bis zehnfach höhere Aktivitäten als die CV-Copepodite während dieser Zeit. Die Copepodite zeigten im Sommer höhere spezifische Trypsinaktivitäten als während der Diapause im Winter.

HAED & CONOVER (1983) zeigten durch Laborversuche mit Weibchen und CV-Copepoditen von *Calanus hyperboreus*, die sich zum Zeitpunkt des Fangs in der Diapause befanden, daß eine Induktion der Verdauungsenzymaktivität im Labor durch Futter möglich ist. Die Induktion setzte mit einer zeitlichen Verzögerung von ein bis zwei Wochen ein und war nicht substratspezifisch. War die Proteasesekretion erst einmal angelaufen, dann wirkte sich der anschließende Futterentzug nur langsam auf die spezifische Enzymaktivität aus und führte erst nach mehr als 48 Stunden zu einer Aktivitätsreduzierung.

HEAD & HARRIS (1985) untersuchten *Calanus hyperboreus* Weibchen und CV-Copepodite auf physiologische und biochemische Unterschiede während des Übergangs von Sommer- zu Winterbedingungen im Jones Sound (Northwest Territory, Kanada). Die verschiedenen Stadien zeigten eine unterschiedliche Anpassung der Trypsinaktivitäten.

BÅMSTEDT (1988) stellte in seiner Studie über boreale Zooplankter im Kosterfjord (Westschweden) artspezifische Unterschiede in der spezifischen Trypsinaktivität für die unter anderem untersuchten Copepoden aufgrund verschiedener Lebensstrategien fest. Spezifische Trypsinaktivitäten von Herbivoren (*Calanus finmarchicus*, *C. hyperboreus*) und Carnivoren (*Pareuchaeta norvegica*, *Chiridius armatus*) schienen grundsätzlich verschieden zu sein. Nichtfressende (überwinternde) Stadien hatten gegenüber fressenden Stadien deutlich reduzierte spezifische Trypsinaktivitäten.

Die Trypsinaktivitäten von *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* und *Metridia longa* Copepoditen und Adulten wurden von **DIEL (1989)** in der Framstraße untersucht. *Calanus* spp. zeigte art- und stadienspezifische regional und saisonal unterschiedliche Trypsinaktivitäten. *M. longa* hatte stadienspezifische Unterschiede in der Trypsinaktivität.

HIRCHE (1989) untersuchte die Verdauungsenzymaktivitäten (Amylase und Trypsin) von *Calanus finmarchicus* und *C. hyperboreus* CV-Copepoditen aus verschiedenen Tiefenhorizonten der Framstraße (nördliche Grönlandsee). Er stellte regionale und vertikale Unterschiede in den spezifischen Trypsinaktivitäten innerhalb und zwischen den Arten fest.

Tab. 5.1: Vergleich der Arbeiten zur Trypsinaktivität, bzw. Proteaseaktivität bei Copepoden aus polaren bis borealen Gebieten (CIII-CV: Copepodite, W: Weibchen, M: Männchen, *Proteaseaktivität: Enzym nicht näher definiert)

Arten / Stadien	Untersuchungsgebiet	Zone / Region	Methode der Trypsinaktivitätsmessung	Studie
<i>C. finmarchicus</i> CV, W	Balsfjord (Nordnorwegen)	arktisch	spektrophotometrisch nach ERLANGER et al. (1961) Trypsinaktivität als spezifische Aktivität in mU pro mg Protein, Substrat L-BAPNA	TANDE & SLAGSTAD (1982)
<i>C. hyperboreus</i> CV, W	Emerald Basin (Scotia Schelf, Kanada)	boreal	Proteaseaktivität* nach HEAD (unveröff.), spez. Aktivität als umgesetztes Substrat Azocasein in µg Substrat pro mg Protein pro Zeiteinheit	HEAD & CONOVER (1983)
<i>C. hyperboreus</i> CV, W	Jones Sound (Northwest Territory, Kanada)	polar/ arktisch	Proteaseaktivität* nach HEAD et al. (1984) Aktivität als umgesetztes Substrat Azocasein in Units pro Zeiteinheit und Individuum	HEAD & HARRIS (1985)
<i>C. finmarchicus</i> , <i>C. hyperboreus</i> , <i>M. longa</i> , <i>Chiridius ar-matus</i> , <i>Pareuchaeta norvegica</i> CIII-CV, W	Kosterfjord (Schweden)	boreal	spektrophotometrisch nach ERLANGER et al. (1961) Trypsinaktivität als spezifische Aktivität in mU pro mg Protein, Substrat L-BAPNA	BÄMSTEDT (1988)
<i>C. finmarchicus</i> , <i>C. glacialis</i> , <i>C. hyperboreus</i> , <i>Metridia longa</i> CIII-CV, W, M	Framstraße (Grönlandsee)	polar/ arktisch/ atlantisch	spektrophotometrisch nach HIRCHE (1979) Trypsinaktivität als spezif. Aktivität in mU pro mg Protein und als Aktivität pro Individuum, L-BAPNA	DIEL (1989)
<i>Calanus finmarchicus</i> CV <i>Calanus hyperboreus</i> CV	Framstraße (Grönlandsee)	polar/ arktisch	spektrophotometrisch nach SAMAIN et al. (1977) Trypsinaktivität als spezifische Aktivität in Units mU pro mg Protein, Substrat L-BAPNA	HIRCHE (1989)
<i>Drepanopus pectinatus</i> CV, W	Kerguelen Archipel	subantarktisch/ boreal	spektrophotometrisch nach ROCHE-MAYZAUD et al. (1991), Trypsinaktivität in µmol p-Nitroanilin produziert pro Zeiteinheit	MAYZAUD et al. (1992)
<i>Acartia clausi</i> , <i>Eurytemora herdmani</i> CV, W	St. Lawrence-Ästuar (Kanada)	subantarktisch/ boreal		

MAYZAUD et al. (1992) untersuchten die Anpassung (Akklimation) der Verdauungsenzyme (unter anderem Trypsin) von Copepoden aus zwei borealen Gebieten auf unterschiedliche Futterkonzentrationen. Dazu führten sie Laborexperimente (Fraß- und Hungerversuche) mit Weibchen und CV-Copepoditen von *Acartia clausi*, *Eurytemora herdmanni* und *Drepanopus pectinatus* durch und stellten unterschiedliche Anpassungsstrategien für die verschiedenen Arten fest.

5.6.1 Veränderung der Trypsinaktivität bei Nahrungsmangel - Labordaten

Hungerversuche finden im Zusammenhang mit physiologischen Untersuchungen nicht nur im Hinblick auf die Änderung der Verdauungsenzymaktivität, sondern auch auf Veränderung des Gehalts an löslichem Protein oder des Gehalts an Speicherlipiden eine häufige Anwendung (z.B. HEAD & HARRIS 1985, DIEL 1989, ROCHE-MAYZAUD 1991, MAYZAUD et al. 1992, HIRCHE & KATTNER 1993). An dieser Stelle soll kurz auf den in der Literatur kontrovers diskutierten Begriff der Akklimation der Verdauungsenzymaktivität eingegangen werden. Unter positiver Akklimation ist nach ROCHE-MAYZAUD et al. (1991) ein Anstieg der Enzymaktivität mit ansteigender Futteringestionsrate gemeint. Im Falle eines andauernden Nahrungsentzugs ist das für die Verdauungsenzymaktivität eine Reduzierung. Eine positive Akklimation tritt nach den Autoren nur unter Nahrungslimitierung, jedoch nicht unter Sättigung auf. Im Nahrungssättigungsbereich zeigt das enzymatische Potential nach HARRIS et al. (1986) eine Stabilisierung bzw. einen leichten Rückgang der Verdauungsenzymaktivität. Im Laborversuch scheitert nach Ansicht von ROCHE-MAYZAUD et al. (1991) der Nachweis einer Anpassung der Verdauungsenzyme an veränderte Nahrungsbedingungen oft an der fehlenden Nahrungslimitierung. Desweiteren beeinflussen vorangegangene Nahrungsbedingungen als sogenanntes physiologisches Gedächtnis die Regulierung der Enzyme ebenso wie die art- und individuenspezifischen metabolischen Anforderungen des Organismus (BÅMSTEDT 1986, HUNTLEY 1988).

Die mittleren Trypsinaktivitäten nehmen in beiden Experimenten mit Weibchen von *Oithona similis* und *Pseudocalanus minutus* im Verlauf des Hungerexperiments ab (vorliegende Arbeit). Bei *O. similis* ist die Verzögerung in der Anpassung nicht so deutlich ausgeprägt wie bei *P. minutus*. Sie kommt jedoch in der vergrößerten Streuung der Einzelwerte und im Fehlen signifikanter Unterschiede in der mittleren Trypsinaktivität zwischen dem Beginn des Experiments (T0) und nach fünf Hungertagen (T1) zum Ausdruck. HEAD & CONOVER (1983) stellen für *C. hyperboreus* CV-Copepodite eine Verzögerung in der Anpassung der spezifischen Proteaseaktivität an den Nahrungsentzug um mehr als 48 Stunden fest.

ROCHE-MAYZAUD et al. (1991) beschreiben eine Anpassungsdauer von mindestens 48 Stunden für *Acartia clausi* aus dem Mittelmeer. Allerdings kann der Anpassungszeitraum an Laborbedingungen je nach der vorangegangenen Futtersituation und Region auch 4-10 Tage betragen und verzögert einsetzen, wie bei der subantarktischen Art *Drepanopus pectinatus* (MAYZAUD et al. 1992). HARRIS et al. (1986) beschreiben die kurzfristige Anpassung der Trypsinaktivität hungernder *Calanus helgolandicus* Weibchen. Deren individuelle Variabilität erhöht sich zunächst innerhalb der ersten 12-24 h, danach nimmt die Trypsinaktivität ab.

Signifikant werden die Unterschiede in den Trypsinaktivitäten bei *O. similis* und *P. minutus* erst ab dem fünfzehnten Hungertag (diese Arbeit). Am Ende des Hungerexperiments (20 Hungertage) liegt die Trypsinaktivität für die *O. similis* Weibchen bei der Hälfte des Ausgangswertes. Die Weibchen von *P. minutus* weisen noch ein Drittel der Anfangsaktivität des Trypsins auf. Im Experiment zeigt *Eurytemora herdmanni* einen zu den *P. minutus* Weibchen der vorliegenden Studie ähnlichen Aktivitätsverlauf mit einem leichten Anstieg der Trypsinaktivität bis zum sechsten Hungertag und danach einem raschen und deutlichen Abfall auf die Hälfte der Ausgangsaktivität (MAYZAUD et al. 1992). Dagegen steigt die Trypsinaktivität von *Drepanopus pectinatus* im Verlauf des Hungerexperiments an. MAYZAUD et al. (1992) begründen diese Unterschiede mit artspezifischen Anpassungsstrategien, die sowohl von den individuellen metabolischen Bedürfnissen als auch von den zurückliegenden Futterbedingungen und der geographischen Lage beeinflusst werden. DIEL (1989) stellt im Hungerexperiment Unterschiede in der Trypsinaktivitätsanpassung zwischen den untersuchten Arten und Stadien fest. Bei den CV-Copepoditen von *C. finmarchicus* bleibt die individuelle Trypsinaktivität während des Nahrungentzugs unverändert. *C. glacialis* Weibchen zeigen während des Hungerexperiments sinkende Trypsinaktivitäten. Bei den CV-Copepoditen dieser Art sind dagegen steigende Trypsinaktivitäten zu verzeichnen. Bei *C. hyperboreus* Weibchen steigt die Trypsinaktivität zunächst an, sinkt dann allerdings nach dem fünften Hungertag schnell ab. Die Trypsinaktivität der CV-Copepodite verringert sich stetig während des Experimentverlaufs. Diese art- und stadienspezifischen Unterschiede in der physiologischen Anpassung der drei von DIEL (1989) untersuchten *Calanus*-Arten sichern Wachstum und Überleben in einem Gebiet, in welchem alle Entwicklungsstadien dieser Arten während der Phytoplanktonblüte als Nahrungskonkurrenten auftreten (HUNTLEY 1981).

MAYZAUD et al. (1992) charakterisieren zwei Typen von Copepoden, die unterschiedliche Akklimationsstrategien verfolgen: Zum ersten Typ gehören Arten, die keine großen Energiereserven in Form von Lipiden anlegen und eine hohe Stoffwechselrate aufweisen. Dies führt zu hohen metabolischen Kosten und einer schnellen physiologischen Anpassung an auftre-

tende Futterlimitierung. Hierzu zählen z.B. *Acartia* spp. und *Euritemora* spp.. Der andere Typ wird durch große Lipidspeicher und dementsprechend geringere Umsatzraten ihrer Biomasse gekennzeichnet. Die physiologische Anpassung an sich ändernde Nahrungsbedingungen erfolgt hier aufgrund der geringeren metabolischen Bedürfnisse langsamer. Zu diesem Typ gehören z.B. *Calanus* spp., *Pseudocalanus* spp. und *Drepanopus* spp.. *O. similis*, die in polaren Gebieten auch einen höheren Lipidgehalt aufweisen kann und eine niedrige Metabolismusrate besitzt, ist ebenfalls zu dieser Gruppe zu rechnen (GONZÁLEZ & SMETACEK 1994).

O. similis und *P. minutus* zeigen nach obigen Kriterien im Verlauf des Hungerexperiments eine langsame physiologische Anpassung nach einem unterschiedlichen artspezifischen Muster. Diese langsame Anpassung der Trypsinaktivität an die veränderten Nahrungsbedingungen scheint für Copepoden aus borealen bis polaren Regionen charakteristisch zu sein und kann eine Anpassung an das saisonal sehr unterschiedliche Nahrungsangebot darstellen. Die physiologische Anpassung ist nicht so sehr als ein Instrument zur Optimierung des Energiebudgets unter sich ändernden Nährstoffsituationen zu betrachten, sondern vielmehr als ein Mechanismus, der die Auswirkung sich ändernder Nahrungsbedingungen minimieren soll (MAYZAUD et al. 1992). Das Absinken der Trypsinaktivität nach Nahrungsentzug zeigt an, daß die untersuchten Individuen vor dem Fang eine gewisse Zeit lang aktiv gefressen haben. Dies läßt für *O. similis* und *P. minutus* zumindest ausreichende Nahrungsbedingungen im Untersuchungsgebiet bei 75°N 13°W (St. 21) vermuten.

Die in der vorliegenden Arbeit zum Vergleich berechneten mittleren spezifischen Trypsinaktivitäten zeigen für beide Arten einen zur Trypsinaktivität pro Individuum abweichenden Verlauf. Bei *O. similis* bleibt die spezifische Trypsinaktivität bis auf eine Erhöhung der absoluten Aktivität sowie der Streuung der Einzelwerte nach 15 Hungertagen und einem anschließenden Rückgang in etwa gleich. *P. minutus* Weibchen zeigen eine ansteigende spezifische Trypsinaktivität. Diese Unterschiede sind auf Änderungen im Gehalt an löslichem Protein begründet (MAYZAUD 1980a, 1986a, DIEHL 1989). Diese Änderungen können bei Hungerzuständen sehr groß werden und zu einer Verzerrung der tatsächlichen Aktivitäten führen, obwohl das Verdauungspotential unverändert ist (HEAD & CONOVER 1983, HEAD & HARRIS 1985). Die spezifische Aktivität ist zur Quantifizierung der Trypsinaktivität bei Hungerexperimenten nicht geeignet.

5.6.2 Trypsinaktivitäten kleiner Copepodenarten - Felddaten

Auffallendes Merkmal der hier untersuchten Trypsinaktivitäten ist die große individuelle Variabilität innerhalb einer Region unabhängig von der Artzugehörigkeit. Diese Unterschiede innerhalb natürlicher Populationen wurden in verschiedenen Studien festgestellt (z.B. MAYZAUD 1986a). Die Variabilität wird zum einen durch Umwelteinflüsse hervorgerufen (z.B. Nahrungsbedingungen), zum anderen durch die spezifischen physiologischen und metabolischen Bedürfnissen der einzelnen Tiere (HEAD & CONOVER 1983, BÅMSTEDT 1988, MAYZAUD et al. 1992). Die große Streuung der ermittelten individuellen Trypsinaktivitäten ist kein Artefakt, das durch den Vergleich von Regionen hervorgerufen wurde, die z.T. mehrere Stationen umfassen (75°N 12°W, 81°N 5°W). Dies belegen die ebenfalls großen individuellen Unterschiede der Trypsinaktivitäten in den Regionen, die nur durch eine Station repräsentiert werden (78°N 5°W, 75°N 7°W). Allerdings kann die große Spannweite der Trypsinaktivitäten über den tiefen Becken der Grönlandsee durch die Beprobung eines großen Tiefenbereichs (0-1500 m) hervorgerufen worden sein. Wie HIRCHE (1989) zeigte, können Stadien einer Art aus verschiedenen Tiefenhorizonten aufgrund der unterschiedlichen individuellen Entwicklung abweichende Trypsinaktivitäten aufweisen. Dies trifft jedoch eher auf die großen herbivoren calanoiden Copepodenarten zu, die ontogenetische Migrationen über weite Tiefenbereiche durchführen mit einer definierten Diapause in größeren Tiefen.

Oithona similis

Die *Oithona similis* Weibchen zeigen im Grönlandseewirbel nur saisonal signifikante Unterschiede in der Trypsinaktivität zwischen Ende Mai (75°N 12°W) und Mitte Juni (75°N 7°W). Die geringeren mittleren Aktivitäten treten Mitte Juni auf. Regional treten keine signifikanten Unterschiede in den untersuchten Trypsinaktivitäten der *O. similis* Weibchen auf. DIEL (1989) stellt für *Metridia longa* Weibchen in der Framstraße ebenfalls keine signifikanten regionalen Unterschiede in der Trypsinaktivität fest und führt dies auf die Lebensweise mit ganzjähriger Aktivität und omnivorer Ernährung zurück. Bei 75°N 7°W fallen einige Trypsinaktivitäten in den 20-Tage-Hungerbereich, der mit den Labordaten aus dem Hungerexperiment generiert wurde. Diese Individuen können als schlecht ernährt mit geringer Freßaktivität angesehen werden oder sie fressen nicht aktiv und zehren von ihren Energiespeichern. Da Copepoden aus polaren Gebieten ihre Energie hauptsächlich in Form von Lipiden speichern (z.B. LEE 1975, SARGENT & HENDERSON 1986, HAGEN 1988, 1996, MAUCLINE 1998), spiegelt sich dieser Stoffwechselweg nicht in der Trypsinaktivität wider (MAYZAUD et al. 1992). Nichtfressende, überwinterte Copepoden zeigen in der Untersuchung von BÅMSTEDT (1988) gegenüber fressenden Individuen derselben Art eine

deutlich reduzierte Trypsinaktivität. Eine weitere Erklärungsmöglichkeit für die niedrigeren Trypsinaktivitäten einiger *O. similis* Weibchen besteht darin, daß nach dem Prinzip der Rückkopplung aufgrund einer zurückliegenden guten bzw. ausreichenden Ernährungslage die Trypsinaktivitäten reduziert wurden (MAYZAUD 1986a). Allerdings ist eine Reduzierung der Trypsinaktivität bis in den Hungerbereich außerhalb längerer saisonaler Ruhepausen (Überwinterung) unwahrscheinlich (HALLBERG & HIRCHE 1980). Zudem wird für *O. similis* eine ganzjährige Aktivität ohne ein Ruhestadium angenommen (PAFFENHÖFER 1993).

Gute Ernährungsbedingungen lassen sich für Vertreter der Gattung *Oithona* jedoch nur sehr schwer bestimmen, da *Oithona* vielen verschiedenen Ernährungstypen (carnivor, herbivor, omnivor, detritivor, coprophag) zugeordnet wird und ihre Freßgewohnheiten noch nicht hinreichend geklärt sind (GAULD 1966, LAMPITT & GAMBLE 1982, TURNER 1986, PAFFENHÖFER 1993, GONZÁLEZ & SMETACEK 1994). Betrachtet man *O. similis* als Opportunisten (GONZÁLEZ & SMETACEK 1994), dann kann diese Art im untersuchten Gebiet auch ohne eine vorhandene Phytoplanktonblüte ($\text{Chl } a < 2 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$, HAUPT et al. 1998) gute Bedingungen vorgefunden haben. Dadurch ist eine ganzjährige physiologische Aktivität ohne die von den großen herbivoren Calanoiden bekannte Überwinterung im Ruhezustand in größeren Tiefen möglich.

Bei den CV-Copepoditen von *O. similis* besteht ein signifikanter Unterschied in der Aktivität des Verdauungsenzyms Trypsin zwischen der Region im Einflußbereich des Atlantischen Rückstroms (78°N 5°W) und der arktischen Region des Grönlandseewirbels (75°N 7°W). Die höheren Aktivitäten treten im Grönlandseewirbel auf (vorliegende Arbeit). Das Gebiet bei 75°N 7°W war zum Zeitpunkt der Probennahme eisfrei und lag östlich der Eiskante. HIRCHE (1989) zeigt für CV-Copepodite von *C. finmarchicus* höhere Trypsinaktivitäten im Eisrandbereich und in eisfreien Zonen (Polynjas) und abnehmende Aktivitäten unter dem Packeis. HIRCHE (1989) konnte jedoch keine Korrelation zwischen Trypsinaktivität und Chl a-Konzentration feststellen. Die hier für die Region bei 81°N (dickes Packeis) ermittelten kleinsten Trypsinaktivitäten unterstützen diesen von HIRCHE (1989) gefundenen Trend. Jedoch können diese Ähnlichkeiten wegen der unterschiedlichen Ernährungsweise der verschiedenen Arten und der artspezifischen Regulierung der Trypsinaktivität zufällig sein. Für die CV-Copepodite von *O. similis* wird eine ähnliche Ernährungsweise wie bei den Weibchen angenommen, jedoch liegen die Nahrungspartikel in einem kleineren Größenbereich (PAFFENHÖFER 1993). Die niedrigeren Trypsinaktivitäten im eisbedeckten Gebiet lassen dort schlechtere Nahrungsbedingungen vermuten. Eine Aufnahme von eisassoziierten Algen

und Mikroorganismen ist bei *O. similis* bisher nicht untersucht worden. Die geringen Trypsinaktivitäten der CV-Copepodite unter dem Packeis sprechen allerdings dagegen.

Ein Vergleich der Trypsinaktivitäten der *O. similis* Weibchen und CV-Copepodite zeigt signifikante Unterschiede nur im Bereich des Atlantischen Rückstroms. Hierbei sind die mittleren Trypsinaktivitäten der CV-Copepodite niedriger als die der Weibchen. Auch DIEL (1989) stellt für *C. finmarchicus* Weibchen in der atlantischen Region der Framstraße eine höhere Trypsinaktivität als für die Copepodite fest. Dies läßt vermuten, daß die Weibchen von *O. similis* im atlantisch beeinflussten Gebiet ein adäquateres Nahrungsangebot finden als die Copepodite. Aufgrund des sehr diversen Nahrungsspektrums dieser Art, ist jedoch keine eindeutige Aussage über die Nahrungsbedingungen im Untersuchungsgebiet möglich. Die geringen regionalen Unterschiede im Verteilungsmuster der Trypsinaktivität sprechen für allgemein ausreichende bis gute Futterbedingungen in den einzelnen Gebieten. Allerdings kann das Nahrungsspektrum regional unterschiedlich sein. Zudem beeinflussen die individuellen metabolischen Bedürfnisse den Ernährungszustand. Eine Zuordnung der *O. similis* Weibchen und CV-Copepodite zu einer Winter- oder Frühjahrssituation ist mit den ermittelten Trypsinaktivitäten nicht möglich.

Oncaea borealis

Die untersuchten Weibchen von *Oncaea borealis* zeigen im Grönlandseewirbel sowohl signifikante saisonale Unterschiede der Trypsinaktivitäten als auch signifikante Aktivitätsunterschiede zwischen der polaren Region bei 81°N und der arktischen Region des Grönlandseewirbels (75°N 7°W). Die höchste mittlere Trypsinaktivität tritt im Gegensatz zu den *O. similis* Weibchen Mitte Juni im Grönlandseewirbel auf und ist gegenüber den anderen Regionen mehr als dreifach erhöht. Allerdings kann der geringere Probenumfang in diesem Gebiet zu einer Verzerrung des tatsächlichen Bildes geführt haben. Nur bei dieser Art tritt eine maximale Trypsinaktivität in der nördlichsten Region auf. Die Ernährungsweise von Vertretern der Gattung *Oncaea* ist, wie die von *Oithona*, sehr divers: omnivor (PAFFENHÖFER 1993), herbivor (HOPKINS & TORRES 1988, METZ 1998), carnivor bis semiparasitisch (WICKSTEAD 1962). Oncaeidae wurden wiederholt in Appendicularienhäusern gefunden und haben dort aktiv Partikel gefressen (ALLDREDGE 1972). Appendicularien und deren Häuser (Filterapparate) waren auch während ARK XIII/1 in der Grönlandsee in den Multinetzfängen vorhanden. Der Befund von ALLDREDGE (1972) bestätigt die Ergebnisse von WICKSTEAD (1962), daß Vertreter der Gattung *Oncaea* Oberflächen „abweiden“ können. Eine vermehrte Nahrungsaufnahme an der Eisunterseite und die Nutzung von eisassoziierten Algen oder Mikroorganismen als Beispiel für das Abweiden von

Oberflächen kann für die Weibchen von *Oncaea borealis* nicht angenommen werden. Die Präsenz von *Oncaea borealis* in der Oberflächenschicht ist dafür zu gering, denn sie beträgt nur ein Zehntel der Abundanz, die zwischen 50 und 500 m auftritt.

Eine Untersuchung von METZ (1998) im antarktischen Bellingshausenmeer zeigt, daß die Weibchen der dominanten mesopelagischen Art *Oncaea curvata*, die hauptsächlich unterhalb der euphotischen Zone vorkommt, vor allem Aggregate aus tierischem oder pflanzlichem Material oder gelatinöse *Phaeocystis*-Kolonien als Nahrung nutzen. Sie können sich aber auch von Diatomeen ernähren und so opportunistisch Phytoplanktonblüten nutzen. In der Arktis bildet neben *Phaeocystis* die Eisalge *Melosira*, eine zentrische Diatomee, ebenfalls schleimig-gelatinöse Matten (APOLLONIO 1985). Bei schmelzendem Eis werden diese Algen frei und die Aggregate können von Zooplanktern aufgenommen werden. *Melosira* wurde gegen Ende der Expedition ARK XIII/1 im Untersuchungsgebiet beobachtet. *O. borealis* könnte die absinkenden *Melosira*-Aggregate als Nahrung genutzt haben, was die hohe mittlere Trypsinaktivität bei 75°N 7°W erklären würde.

Somit muß für *O. borealis* trotz fehlender Phytoplanktonblüte noch keine Nahrungsknappheit entstehen, die zu geringen Trypsinaktivitäten führen kann. Die saisonalen und regionalen Unterschiede der mittleren Trypsinaktivitäten deuten auf verschiedene Ernährungsbedingungen für *O. borealis* in den einzelnen Regionen hin. *O. borealis* hält sich im Winter zwar in größeren Tiefen (500-1000 m) auf (RICHTER 1994), jedoch nicht in Form einer Diapause, sondern überwintert mit verlangsamter Entwicklung und beibehaltener Freßaktivität. Eine eindeutige Zuordnung der *O. borealis* Weibchen zu einer Winter- oder Frühjahrssituation ist durch Messen der Trypsinaktivitäten nicht möglich.

Pseudocalanus minutus

Die *Pseudocalanus minutus* Weibchen haben im Grönlandseewirbel Ende Mai höhere Trypsinaktivitäten als Mitte Juni (vorliegende Arbeit). Diese saisonalen Unterschiede sind signifikant, ebenso wie die Unterschiede zwischen dem Gebiet im Atlantischen Rückstrom und dem Grönlandseewirbel Mitte Juni, wobei die Trypsinaktivitäten bei 78°N 5°W höher sind als bei 75°N 7°W. DIEL (1989) zeigt, daß für *C. hyperboreus* Weibchen die Trypsinaktivitäten im Mai über denen im Juli lagen. Und HIRCHE (1989) stellt für *C. hyperboreus* Weibchen umgekehrt als bei den CV-Copepoditen unter dem Packeis höhere Trypsinaktivitäten als im Eisrandbereich fest. Er führt das auf die mögliche Aufnahme von Eisalgen oder eisassoziiertem Mikrozooplankton zurück. Auch für *Pseudocalanus* spp. aus der kanadischen Arktis wird von CONOVER et al. (1986b) und RUNGE & INGRAM (1988) eine Nutzung sympagischer bzw. aus dem Eis freigewordener Algen als Nahrungsquelle postuliert. Dies

könnte die höhere Trypsinaktivität in den eisbedeckten Gebieten während ARK XIII/1 im Gegensatz zu der niedrigeren mittleren Aktivität im eisfreien Gebiet. Unterstützt wird diese Annahme dadurch, daß eine große Zahl der Trypsinaktivitäten (>42%) im eisfreien Gebiet in den 20-Tage-Hungerbereich fallen, im Gegensatz zu den eisbedeckten Regionen. Deshalb ist im eisfreien Gebiet eine Reduzierung der Trypsinaktivität aufgrund einer zurückliegenden guten Ernährungslage unwahrscheinlich (MAYZAUD 1986a). Zudem lagen die Chl a-Konzentrationen Mitte Juni zwischen $1,0$ und $2,0 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ in den oberen 20 m, was gering ist gegenüber einer Frühjahrsblüte in diesem Gebiet (Chl a $>10 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$). SAKSHAUG (1989) ermittelte für das benachbarte Barentsmeer während einer Phytoplanktonblüte der Grönlandsee vergleichbare Chl a-Konzentrationen von $10-15 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$. In der Wassersäule unter dem Packeis wurden von HAUPT et al. (1998) während dieser Expedition (ARK XIII/1) Chl a-Konzentrationen $<0,5 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ festgestellt. Es gilt allerdings zu bedenken, ob in Gebieten wie der Grönlandsee mit sehr variablen Phytoplanktonpopulationen und sich änderndem Chl a/Kohlenstoff-Verhältnis das Chl a ein adäquater Nahrungsparameter ist (SMITH et al. 1987).

Allerdings zeigte die unmittelbar an das Eis grenzende Wasserschicht um bis zu 50% höhere Chl a-Werte als in 10 m Wassertiefe (HAUPT et al. 1998). Eine solche Steigerung in der Chl a-Konzentration wird durch sympagische Algen verursacht, die an der Eisunterseite frei und in die angrenzende Wasserschicht entlassen werden. Diese Nahrungsquelle wird von einigen pelagischen Copepoden, z.B. *Calanus glacialis* und *Pseudocalanus minutus*, genutzt (RUNGE & INGRAM 1988, 1991). NORRBIN (1992) vermutet für *P. minutus* aus dem Barentsmeer ebenfalls eine Nutzung von Eisalgen als Nahrung. Mikroorganismen wie Turbellarien, Nematoden und Ciliaten sowie juvenile Stadien verschiedener pelagischer Arten kamen in der Untereisschicht vor (WERNER 1998). Diese mögliche Ressource ist somit ebenfalls in Betracht zu ziehen, was auch von PAFFENHÖFER (1998) für kleine polare Copepoden (<2 mm) angenommen wird.

Eine Freßaktivität ist bei den meisten untersuchten *P. minutus* Weibchen zwar vorhanden, aber die große Variabilität der Trypsinaktivitäten erschwert die saisonale Einordnung. Es wird aufgrund der höheren Trypsinaktivitäten in den eisbedeckten Gebieten, die ausreichende bis gute Nahrungsbedingungen kennzeichnen, und der niedrigen Chl a-Konzentration im eisfreien Gebiet insgesamt von einer Spätwintersituation für die *P. minutus* Weibchen ausgegangen.

Für die CV-Copepodite von *P. minutus* liegen nur drei Einzelmessungen der Trypsinaktivität aus zwei Regionen vor. Ihre Trypsinaktivität ist im Grönlandseewirbel viel geringer als im Einflußbereich des Atlantischen Rückstroms. Bei 78°N liegen die Trypsinaktivitäten der *P. minutus* Copepodite im Bereich der Aktivitäten der Weibchen. Dies deutet auf eine ausreichende Ernährungslage hin. Diese Einzelwerte lassen keine Aussage über die generellen Trends der regionalen Verteilung der Trypsinaktivitäten der *P. minutus* CV-Copepodite zu.

Microcalanus pygmaeus

Die Trypsinaktivitäten der *Microcalanus pygmaeus* Weibchen zeigen keine signifikanten saisonalen Unterschiede, wohl aber regionale mit einer gegenüber den anderen Gebieten mehr als dreifach gesteigerten mittleren Aktivität bei 78°N. Dieses Gebiet im Atlantischen Rückstrom unterscheidet sich von allen anderen untersuchten Gebieten in seinen höheren absoluten Aktivitäten und auch in der größeren Streuung der Einzelwerte. Hier liegt, wie bei den *P. minutus* Weibchen, das Trypsinaktivitätsmaximum. Die *M. pygmaeus* Weibchen haben somit eine ähnliche regionale Trypsinaktivitätsverteilung wie die Weibchen von *P. minutus*, wenn auch mit meist viel geringeren absoluten Trypsinaktivitäten. Die beiden zu den Pseudocalaniden zählenden Arten ernähren sich nach HOPKINS (1985) überwiegend herbivor und nutzen möglicherweise opportunistisch andere Nahrungsquellen (HEINRICH (=GEINRIKH) 1962, PAFFENHÖFER 1998). NORRBIN (1991) postuliert für *Microcalanus* eine ganzjährige Freßaktivität und die überwiegende Nutzung von Detritus und kleinerer Organismen als Nahrung.

Die erhöhten Trypsinaktivitäten bei 78°N 5°W können durch bessere Nahrungsbedingungen in dieser Region verglichen mit den anderen Untersuchungsgebieten entstanden sein. Dies wäre im Falle erhöhter Chl a-Konzentrationen bzw. erhöhter Partikelkonzentrationen im Wasser eine positive Akklimation der Trypsinaktivität mit der Ingestionsrate (MAYZAUD 1986a). Leider liegen keine Chl a-Werte für diese Region vor, aber ausgehend von einer beobachteten 70-80%-igen Eisbedeckung sollten die Werte nicht über denen im Grönlandseewirbel liegen. Dort war nur auf den östlichsten Stationen ein durchschnittlicher Chl a-Gehalt von $>1,2 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ in den oberen zehn Metern zu beobachten und somit eine erst einsetzende Frühjahrsblüte. Die Chl a- und Nährstoffgehalte für die Region bei 81°N wiesen noch Winterwerte auf (Chl a: $<0,2 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$, HAUPT et al. 1998).

Die kleinste mittlere Trypsinaktivität der *M. pygmaeus* Weibchen liegt in der polaren Region. Ob *M. pygmaeus* ebenfalls Eisalgen als Nahrungsquelle nutzen kann, ist in der Literatur nicht belegt. Da sich *M. pygmaeus* jedoch vorwiegend in Tiefen ab 200-400 m Tiefe aufhält, ist das Fressen von Eisalgen in der Wasserschicht unterhalb des Eises nicht wahrscheinlich.

Somit läßt sich die signifikant erhöhte Trypsinaktivität von *M. pygmaeus* und *P. minutus* Weibchen bei 78°N nicht eindeutig erklären.

Die *M. pygmaeus* CV-Copepodite folgen dem Schema der Weibchen mit einer signifikant höheren Trypsinaktivität bei 78°N 5°W im Vergleich zu den anderen Regionen. Im Gegensatz zu den Weibchen ist die mittlere Trypsinaktivität der CV-Copepodite in der polaren Region bei 81°N größer. Für die CV-Copepodite von *M. pygmaeus* wird eine den Weibchen ähnliche Ernährungsweise angenommen (NORRBIN 1991). Die vorhandene Freßaktivität läßt ausreichende, im Bereich des Atlantischen Rückstroms sogar gute Nahrungsbedingungen vermuten. Die überwiegende Nutzung von Detritus und kleineren Organismen als Nahrung macht *M. pygmaeus* relativ unabhängig von der Frühjahrsblüte des Phytoplanktons. Dadurch kann eine ganzjährige Aktivität ohne längere saisonale Ruhepausen aufrechterhalten werden. Eine Zuordnung von *M. pygmaeus* zu einer Winter- oder Frühjahrssituation ist durch die Bestimmung der Trypsinaktivitäten allein nicht möglich.

Die kleinen Copepodenarten haben aufgrund ihrer überwiegend omnivoren Ernährungsweise im gesamten Untersuchungsgebiet innerhalb der jeweiligen Art meist ähnliche Verteilungsmuster der Trypsinaktivitäten. Es können jedoch in einzelnen Region durch kurzfristig veränderte Nahrungsbedingungen und die opportunistische Nutzung einer neuen Nahrungsquelle deutliche Unterschiede im individuellen Ernährungszustand der kleinen Copepodenarten auftreten. Die Nahrungsbedingungen beeinflussen die Regulierung der Trypsinaktivität ebenso wie die art- und individuenspezifischen metabolischen Anforderungen des Organismus. Die Bestimmung der Trypsinaktivität eignet sich in Verbindung mit Laborexperimenten gut zur Abschätzung der Ernährungsbedingungen im Untersuchungsgebiet und des Ernährungszustands der Individuen. Eine saisonale Zuordnung der Individuen über die Höhe der Trypsinaktivität ist bei Arten mit nur wenig reduzierter Aktivität im Winter nur bedingt, bei Arten mit ganzjähriger Aktivität jedoch nicht möglich.

5.7 Lipide der kleinen Copepodenarten

Die gespeicherten Lipide sind konzentrierte Energiereserven und dienen den Zooplanktonorganismen in polaren Gebieten dazu, das saisonal stark schwankende Nahrungsangebot abzupuffern (HAGEN 1996). Die Menge und die Zusammensetzung der gespeicherten Lipide läßt Aussagen über den Ernährungszustand und die Ernährungsweise der jeweiligen Tiere zu (CLARKE 1983, HAGEN 1988).

Gesamtlipidgehalt

Für die hier untersuchten Copepodenarten liegt eine Überschätzung der ermittelten Gesamtlipidmassen vor. Diese Überschätzung wurde wahrscheinlich durch die für die gravimetrische Messung zu geringen Lipidmassen der kleinen Copepodenarten verursacht. Die Gesamtlipidmassen von *Oithona similis*, *Oncaea borealis* und *Microcalanus pygmaeus* sind bis zu eine Größenordnung höher als die in der Literatur angegebenen mittleren Individualmassen dieser Arten. Über Gesamtlipidgehalte für *O. similis*, *O. borealis* und *Microcalanus pygmaeus* ist in der Literatur nur sehr wenig bekannt. Bei einem möglichen Gesamtlipidgehalt von 10-15% der Trockenmasse (übertragen von *Acartia clausi*, BÅMSTEDT et al. (1990)) bedeutet dies für die untersuchten Arten eine deutliche Überschätzung der Gesamtlipidmasse um mehr als eine Größenordnung. Bei *Pseudocalanus minutus* ist die Überschätzung nicht so groß, hier liegt die ermittelte Gesamtlipidmasse im Bereich der mittleren Individualmasse. Bei einem wahrscheinlichen Gesamtlipidgehalt von 17% der Trockenmasse (ermittelt für *Pseudocalanus* sp., BÅMSTEDT et al. 1990) ist die ermittelte Gesamtlipidmasse sechsfach höher als die tatsächliche.

Es ist somit keine Beurteilung des Ernährungszustands der Individuen und der Nahrungsbedingungen, sowie keine saisonale Zuordnung der Individuen aufgrund der Größe der Lipidspeicher möglich.

Lipidzusammensetzung

Viele Faktoren, wie z.B. Temperatur, Salinität, geographische Lage und Saisonalität im Nahrungsangebot können die Zusammensetzung der Lipide und insbesondere die Komposition der Fettsäuren und Fettalkohole beeinflussen (KATTNER et al. 1991, HAGEN 1996). Die biochemische Zusammensetzung der Nahrung kann wesentlich zum Lipidmuster der Individuen beitragen, da manche der aufgenommenen Fettsäuren von den Organismen unverändert inkorporiert werden (GRAEVE et al. 1994b, FAHL 1995). Diese sogenannten Markerfettsäuren können innerhalb eines Nahrungsnetzes über verschiedene Trophiestufen hinweg verfolgt werden (CLARKE et al. 1987). Dadurch können die Ernährungsweise und eine mögliche Nahrungspräferenz der untersuchten Tiere charakterisiert werden (FALK-PETERSEN et al. 1990, GRAEVE 1993). So sind nach KATTNER & HAGEN (1995) langkettige Fettalkohole mit mehr als 18 Kohlenstoffatomen typisch für eine herbivore Ernährung, kürzerkettige Fettalkohole mit 14-16 Kohlenstoffatomen für eine omnivore bis carnivore Ernährungsweise. Markerfettsäuren des Phytoplanktons sind die 16:1(n-7), 16:4(n-3) und 20:5(n-3) für Diatomeen und die 18:4(n-3) und 22:6(n-3) für Dinoflagellaten (GRAEVE 1993).

Die einzelnen Lipidklassen wurden in dieser Studie nicht bestimmt, es ist jedoch bekannt, daß besonders bei herbivoren calanoiden Copepoden aus den Polarregionen Wachsester das überwiegende Speicherlipid darstellen (HAGEN 1988, GRAEVE 1993, FAHL 1995). Omnivore Copepoden, wie z.B. *Metridia longa*, können ebenfalls vorwiegend Wachsester speichern (GRAEVE et al. 1994a). Charakteristisch für die Wachsester der Herbivoren sind die langkettigen 20:1(n-9) und 22:1(n-11) Fettsäuren und Fettalkohole. Dagegen dominieren die kürzerkettige 18:1(n-9) Fettsäure, sowie die 14:0 und 16:0 Fettalkohole die Wachsester von Omnivoren und Carnivoren (ALBERS et al. 1996). Für die untersuchten Arten der Gattungen *Oithona*, *Oncaea*, *Pseudocalanus* und *Microcalanus* kann von einem mittleren bis hohen Wachsesteranteil am Gesamtlipidgehalt (40-85%) ausgegangen werden (BÅMSTEDT et al. 1990, NORRBIN 1991, METZ 1996, CRIPPS & HILL 1998, ALBERS in Vorbereitung). Das wird auch anhand der nachgewiesenen Fettalkohole (14:0, 16:0, 20:1, 22:1) deutlich. Ein hoher Gehalt an den 16:0, 20:5(n-3) und 22:6(n-3) Fettsäuren, den Hauptbestandteilen von Membranlipiden, deutet auf einen geringen Gehalt an Speicherlipiden (v.a. Wachsester) und damit verbunden auf geringe Lipidreserven hin (GRAEVE 1993).

Oithona similis

Die Weibchen von *Oithona similis* haben einen hohen Anteil an den kürzerkettigen gesättigten und einfach ungesättigten 16:0 und 16:1(n-7) Fettsäuren. Moderat sind die Anteile der 14:0, 18:1(n-9), 20:5(n-3) und 22:6(n-3) Fettsäuren. ALBERS (in Vorbereitung) stellt eine ähnliche Dominanz der kürzerkettigen Fettsäuren fest. Diese Zusammensetzung ist typisch für eine omnivore/opportunistische Ernährungsweise (GRAEVE 1993, CRIPPS & HILL 1998). Die 16:0 Fettsäure ist ein Marker für partikuläres Material tierischer Herkunft, welcher für eine detritivore oder carnivore Ernährungsweise kennzeichnend ist. Für *Oithona* ist die Aufnahme von Detritus oder kleineren Organismen in der Literatur beschrieben (LAMPITT & GAMBLE 1982, PAFFENHÖFER 1993, GONZÁLEZ & SMETACEK 1994). Die 16:1(n-7) Fettsäure, ein Marker für Diatomeen, ist kennzeichnend für eine herbivore Ernährung. Bei den weniger dominanten Lipidbestandteilen liegen die 14:0 und 18:1(n-9) Fettsäure (Marker für tierisches Material) in höheren Anteilen vor als die 20:5(n-3) und 22:6(n-3) Fettsäuren (Phytoplanktonmarker, Membranbestandteile). Dies unterstützt die Annahme einer omnivoren Ernährungsweise (ALBERS et al. 1996, CRIPPS & HILL 1998). Das Fettalkoholmuster von *O. similis* zeigt eine überwiegende Dominanz des langkettigen 20:1 Alkohols. Die Fettalkohole werden von den Copepoden aus den entsprechenden Fettsäuren biosynthetisiert. Die relativ geringen Anteile der 20:1(n-9) Fettsäure an der Gesamtzusammensetzung lassen eine vorwiegende Veresterung dieser zum Alkohol vermuten (GRAEVE 1993). Ob die 20:1(n-9) Fettsäure aus der Nahrung stammt (herbivore Futteror-

ganismen), oder aus der moderat vorhandenen 18:1(n-9) Fettsäure synthetisiert wurde, läßt sich nicht eindeutig klären. Beide Möglichkeiten unterstützen jedoch die Annahme einer carnivor geprägten omnivoren Ernährungsweise für *O. similis* (ALBERS et al. 1996). Hohe Anteile des langkettigen 20:1 Alkohols sind im Gegensatz dazu kennzeichnend für die Wachsester von herbivoren Copepodenarten. Allerdings zeigt die omnivore Art *Metridia longa* ebenfalls einen relativ hohen Anteil an 20:1 und 22:1 Fettalkoholen (FALK-PETERSEN et al. 1987, ALBERS et al. 1996). Durch den ermittelten hohen Anteil des 20:1 Alkohols wird für *O. similis* ein gewisser Wachsesteranteil am Gesamtlipid bestätigt.

Die Variabilität in der Komposition der Fettsäuren und Fettalkohole zwischen den Regionen ist auf unterschiedliche Ernährungsbedingungen und individuelle metabolische Bedürfnisse der Organismen zurückzuführen. Variationen im Nahrungsangebot werden durch die unterschiedliche Eisbedeckung und damit auch durch die unterschiedliche Primär- und Sekundärproduktion hervorgerufen (HIRCHE et al. 1991). Zum anderen tragen die unterschiedlichen Reproduktionszeiten der verschiedenen Arten zu einer sich ändernden Konzentration an Nahrungspartikeln (Eier, Nauplien, Copepodite) bei (PAFFENHÖFER 1993).

Die Zusammensetzung der dominanten Fettsäuren und Fettalkohole bei den CV-Copepoditen von *O. similis* ähnelt der Komposition der Weibchen. Bei den CV-Copepoditen ist jedoch der relative Anteil der kürzerkettigen Fettalkohole an der Gesamtsumme der Alkohole größer als bei den Weibchen. Dies entspricht der für Omnivore typischen Wachsesterzusammensetzung (GRAEVE 1993). Somit kann auch für die Copepodite von *O. similis* eine omnivore/opportunistische Ernährungsweise angenommen werden, wie sie in der Literatur angegeben wird (PAFFENHÖFER 1993, CRIPPS & HILL 1998). Da *O. similis* ganzjährig aktiv ist und im Jahresverlauf die omnivore Ernährungsweise vermutlich beibehält (PAFFENHÖFER 1993), ist eine Zuordnung der Organismen anhand des in dieser Arbeit ermittelten Fettsäure- und Fettalkohlmusters zu einer Winters- oder Frühjahrssituation nicht möglich.

Oncaea borealis

Oncaea borealis zeigt in der Zusammensetzung der Fettsäuren und Fettalkohole große Unterschiede zwischen den untersuchten Weibchen und CV-Copepoditen. Die Weibchen ähneln in ihrer Fettsäurekomposition den *Oithona similis* Weibchen mit den kürzerkettigen 16:0 und 16:1(n-7) Fettsäuren als dominante Bestandteile und den geringeren Anteilen der 18:1(n-9), 20:5(n-3) und 22:6(n-3) Fettsäuren. Eine vergleichbare Zusammensetzung stellt auch ALBERS (in Vorbereitung) für *O. borealis* fest. Die hier vorhandenen Markerfettsäuren von

Partikeln tierischer Herkunft (16:0, 18:1(n-9)), sowie von Diatomeen (16:1(n-7), 20:5(n-3)) und Dinoflagellaten (22:6(n-3)) kennzeichnen die *O. borealis* Weibchen als omnivor mit einer je nach Nahrungsangebot wechselnden Ernährungsweise (WICKSTEAD 1962, HOPKINS & TORRES 1988, PAFFENHÖFER 1993, METZ 1998). Die dominanten kürzerkettigen 14:0 und 16:0 Fettsäuren unterstreichen eine omnivore bzw. carnivore Ernährung (FAHL 1995). Die kürzerkettigen Fettsäuren dominieren die Wachsester von Omnivoren (ALBERS et al. 1996). Somit kann auch für die *O. borealis* Weibchen von einer gewissen Bedeutung der Wachsester als Speicherlipide ausgegangen werden, die sich jedoch nicht genau quantifizieren läßt. METZ (1996) stellt für die antarktische Art *Oncaea curvata* ebenfalls für die kürzerkettigen Fettsäuren große Anteile an der Alkoholzusammensetzung fest. Aufgrund der Lipidzusammensetzung wird von METZ (1996) für *Oncaea curvata* eine detritivore Ernährung mit Material sowohl pflanzlichen als auch tierischen Ursprungs angenommen.

Die CV-Copepodite von *O. borealis* weisen im Vergleich zu den Weibchen größere Anteile der langkettigen mehrfach ungesättigten 20:5 (n-3) Markerfettsäure für Diatomeen und der einfach ungesättigten 22:1(n-11) Fettsäure auf. Zusammen mit den dominanten langkettigen 20:1 und 22:1 Fettsäuren deutet dieser Befund auf eine eher herbivor geprägte Ernährungsweise hin (GRAEVE et al. 1994b). Allerdings werden die auch bei Carnivoren z.T. in größeren Mengen vorhandenen 20:1(n-9) und 22:1(n-11) Fettsäuren durch die Nahrung über herbivore Organismen (z.B. calanoide Copepodite) aufgenommen (FAHL 1995, ALBERS et al. 1996). Die für eine carnivore Ernährung typischen kürzerkettigen gesättigten Fettsäuren und Fettsäuren sind bei den untersuchten CV-Copepoditen anders als bei den Weibchen in geringerem Maße vorhanden. Die Ernährungsweise von der *O. borealis* CV-Copepodite ist vermutlich omnivor mit einem höheren Anteil an pflanzlichem Material.

Da für *O. borealis* eine Überwinterung mit beibehaltener Freßaktivität vermutet wird (RICHTER 1994), ist eine eindeutige Zuordnung zu einer Winter- oder Frühjahrssituation anhand der Lipidzusammensetzung nicht möglich. Allerdings kann eine Tendenz in Richtung carnivorer Ernährung für Winterbedingungen, eine Tendenz hin zu herbivorer Ernährung für Frühjahrsbedingungen sprechen. Da der Chl a-Gehalt im Untersuchungsgebiet unter $2,5 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ lag, also eine erst beginnende Frühjahrsblüte anzeigte, deutet das auf eine Übergangssituation zu Frühjahrsbedingungen hin.

Pseudocalanus minutus

Die Zusammensetzung der Fettsäuren und Fettalkohole der *Pseudocalanus minutus* Weibchen wird von kürzerkettigen Bestandteilen dominiert. Die Markerfettsäuren für Carnivorie (18:1(n-9)) und Herbivorie (16:1(n-7)) sind beide in größeren Mengen vorhanden, was für eine omnivore Ernährung spricht (GRAEVE 1993). Die mit mittleren Anteilen vorhandenen Membranlipide (20:5(n-3), 22:6(n-3)), die zusammen mit der 16:1(n-7) Fettsäure als Phytoplanktonmarker (Diatomeen, Dinoflagellaten) verwendet werden, lassen eine herbivor orientierte Ernährung vermuten (GRAEVE 1993). Der geringere Anteil der kürzerkettigen 16:0 Fettsäure unterstützt diese Annahme. Dagegen betont die Dominanz der kürzerkettigen 14:0 und 16:0 Fettalkohole die carnivor orientierte omnivore Ernährungsweise (ALBERS et al. 1996).

NORRBIN et al. (1990) ermitteln für die CV-Copepodite der nahe verwandte Art *Pseudocalanus acuspes* im Balsfjorden eine sehr ähnliche Lipidzusammensetzung mit den 18:1(n-9), 16:1(n-7), 20:5(n-3) und 22:6(n-3) Fettsäuren als dominante Bestandteile. Im Gegensatz zu den *P. minutus* Weibchen der vorliegenden Arbeit ist die 16:0 Fettsäure in größeren Anteilen als die 16:1(n-7) Fettsäure vorhanden. Die Fettalkohole werden wie bei den *P. minutus* Weibchen von den kürzerkettigen Bestandteilen dominiert. NORRBIN et al. (1990) stellen für die *P. acuspes* Copepodite einen Wachsesteranteil von 55-72% des Gesamtlipids fest. Da in Omnivoren und Carnivoren die Wachsester von den kürzerkettigen 14:0 und 16:0 Fettalkoholen dominiert werden, ergibt sich zusammen mit der Fettsäurezusammensetzung für *P. acuspes* eine omnivore bis carnivore Ernährungsweise (NORRBIN et al. 1990). Dies bestätigt die Schlußfolgerungen für die *P. minutus* Weibchen (diese Arbeit).

HOPKINS (1985) bezeichnet *P. minutus* als überwiegend herbivore Art. Eine opportunistische Nutzung anderer Nahrungsquellen ist bekannt (HEINRICH (=GEINRIKH) 1962, PAFFENHÖFER 1998). Diese alternativen Nahrungsquellen könnten z.B. sympagische Algen oder eisassoziierte Mikroorganismen sein (CONOVER et al. 1986b, RUNGE & INGRAM 1988, PAFFENHÖFER 1998). Das für *P. minutus* ermittelte Fettsäure- und Fettalkoholmuster und die sehr niedrigen Chl a-Werte ($<0,3 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$) im Untersuchungsgebiet deuten auf eine Spätwintersituation in der Ernährungsweise und im Ernährungszustand der untersuchten Organismen hin.

Microcalanus pygmaeus

Die in dieser Arbeit untersuchten *Microcalanus pygmaeus* CV-Copepodite lassen keinen generellen Trend in ihrer Fettsäure- und Fettalkoholzusammensetzung erkennen. Die große Variabilität in den dominanten Komponenten kann durch die für diese Art angegebene herbivore bzw. opportunistische Ernährungsweise bei unterschiedlichen Nahrungsbedingungen in den einzelnen Regionen verursacht werden (HEINRICH (=GEINRIKH) 1962, HOPKINS 1985, PAFFENHÖFER 1998). Die für diesen Freßtyp charakteristischen Markerfettsäuren sind in allen Regionen vorhanden, wenn auch mit unterschiedlichen Anteilen: 16:0, 16:1(n-7), 18:1(n-9), 20:5(n-3), 22:1(n-11), 22:6(n-3). Bei den Fettalkoholen dominieren die kürzerkettigen 14:0 und 16:0 Alkohole über die meist in geringem Maße vorhandenen 20:1 und 22:1 Fettalkohole. Das spricht für eine carnivor orientierte omnivore Ernährungsweise. NORRBIN (1991) postuliert für *Microcalanus* eine ganzjährige Freßaktivität und die überwiegende Nutzung von Detritus und kleineren Organismen (z.B. Nauplien, Mikrozooplankton) als Nahrung, was durch das in der vorliegenden Arbeit festgestellte Lipidmuster zum Teil bestätigt wird.

Die Variabilität in der Fettsäure- und Fettalkoholkomposition erschweren eine Beurteilung des Ernährungszustands der untersuchten *M. pygmaeus* Copepodite. Aufgrund der Nahrungspräferenz und der niedrigen Chl a-Werte im eisfreien Gebiet ($<1,8 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$) wird eine Spätwintersituation der Ernährungslage angenommen.

Eine grobe Charakterisierung der Ernährungsweise ist anhand der Lipidzusammensetzung für alle vier Copepodenarten *Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *Microcalanus pygmaeus* und *Pseudocalanus minutus* möglich. Hierbei erweisen sich die trophischen Markerfettsäuren und bestimmte Fettalkohole als geeignete Indikatoren. Die Beurteilung der Nahrungssituation im Untersuchungsgebiet ist aufgrund der sehr diversen Ernährungsweise nur eingeschränkt möglich.

6 Zusammenfassung

Der Schwerpunkt dieser Arbeit lag auf der Analyse der Mesozooplanktongemeinschaften der Grönlandsee hinsichtlich ihrer Zusammensetzung und des physiologischen Zustands ausgewählter kleiner Copepodenarten. Die Proben wurden während der Expedition ARK XIII/1 (14.05. bis 24.06.97) mit dem Forschungsschiff „Polarstern“ genommen. Die Probennahme erfolgte mit einem Mehrfachschießnetz und einem Bongonetz mit je 150 µm Maschenweite. Die Proben wurden bezüglich ihrer Abundanz- und Biomasseverteilung untersucht. Mit Hilfe multivariater Verfahren (ANOSIM, Multidimensionale Skalierung) wurden Mesozooplanktongemeinschaften abgegrenzt und durch ihre Artenzusammensetzung, Diversität und Äquität charakterisiert. Die Bedeutung der vier kleinen Copepodenarten *Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *Pseudocalanus minutus* und *Microcalanus pygmaeus* für die Gemeinschaften wurde ermittelt. Darüberhinaus wurden die Trypsinaktivität, der Gesamtlipidgehalt und die Zusammensetzung der Fettsäuren und Fettalkohole dieser Arten untersucht, um deren Ernährungszustand zu charakterisieren.

Die über die oberen 200 m der Wassersäule integrierte Gesamtabundanz nahm von $38 \cdot 10^4$ Ind. \cdot m⁻² über dem Grönlandbecken in der arktischen Domäne auf $3 \cdot 10^4$ Ind. \cdot m⁻² auf dem Ostgrönlandshelf in der polaren Domäne ab. Die Vertikalverteilung der Gesamtabundanz zeigte eine deutliche Konzentration der Organismen in der Oberflächenschicht und ein exponentielles Konzentrationsgefälle mit zunehmender Tiefe. Die Gesamtbiomasse (0-200 m) nahm von 10 g TM \cdot m⁻² über dem Grönlandbecken auf 2 mg TM \cdot m⁻² auf dem Ostgrönlandshelf ab. Dies wurde durch die geringere Präsenz der ozeanischen großen calanoiden Copepoden auf dem Shelf hervorgerufen. Die Vertikalverteilung von Gesamtabundanz und Gesamtbiomasse ließ auf den östlichen Stationen (arktische Domäne) eine Frühjahrssituation erkennen, für die westlichste Station (polare Domäne) wurde eine Spätwintersituation postuliert.

Die multivariate Similaritätsanalyse grenzte drei Mesozooplanktongemeinschaften voneinander ab, deren Anordnung vor allem durch die Wassertiefe bestimmt wurde. Die vertikale Zonierung der Gemeinschaften entsprach weitgehend der Tiefenverteilung der für die Grönlandsee charakteristischen Wassermassen. Die Diversität der untersuchten Mesozooplanktongemeinschaften und die Artenzahl stiegen beide mit der Tiefe an, während die Äquität über die Tiefe relativ konstant blieb. Deshalb wurde die Diversität vor allem durch die Artenzahl bestimmt.

Die Bedeutung der kleinen Copepodenarten für die Zooplanktongemeinschaften war in allen Tiefenschichten bezüglich der Gesamtabundanz groß (41-67), jedoch bezüglich der Gesamtbiomasse aufgrund ihrer kleinen Körpermasse geringer (<10%). *Oithona similis* war die dominante Art im Oberflächen- und Zwischenwasser, *Oncaea borealis* und *Microcalanus pygmaeus* gewannen im oberen Zwischenwasser an Bedeutung und waren im unteren Zwischen- und oberen Tiefenwasser dominant. *Pseudocalanus minutus* hatte einen geringen relativen Anteil an der Gesamtabundanz.

Im Laborversuch wurde die zeitliche Veränderung der Trypsinaktivität von *O. similis* und *P. minutus* Weibchen bei Nahrungsmangel untersucht. Die mittleren Trypsinaktivitäten nahmen im Verlauf des Hungerexperiments nach einer um fünf Tage verzögerten Anpassung bei beiden Arten ab. Diese langsame physiologische Anpassung an den Futtermangel erfolgte nach einem unterschiedlichen artspezifischen Muster. Signifikant wurden die Unterschiede in den Trypsinaktivitäten sowohl bei *O. similis* als auch bei *P. minutus* erst ab dem fünfzehnten Hungertag. Die Labordaten wurden zur Beurteilung der Felddaten herangezogen.

Oithona similis

Die *O. similis* Weibchen zeigten signifikante saisonale Unterschiede in der Trypsinaktivität im Grönlandseewirbel. In den mit den Labordaten kalibrierten 20-Tage-Hungerbereich fielen nur wenige Werte aus dem Grönlandseewirbel, was allgemein ausreichende Ernährungsbedingungen anzeigte. Die CV-Copepodite von *O. similis* hatten signifikante regionale Unterschiede in den Trypsinaktivitäten zwischen dem Atlantischen Rückstrom und dem Grönlandseewirbel. Die höheren Aktivitäten traten im eisfreien Bereich des Grönlandseewirbels auf. Die CV-Copepodite hatten im Bereich des Atlantischen Rückstroms niedrigere Trypsinaktivitäten als die Weibchen. Die Weibchen und CV-Copepodite von *O. similis* stützten durch ihre Fettsäure- und Fettalkoholzusammensetzung die These einer omnivoren/opportunistischen Ernährungsweise dieser Art. Sie hatten beide einen hohen Anteil an den kürzerkettigen gesättigten und einfach ungesättigten 16:0 und 16:1(n-7) Fettsäuren und dem langkettigen 20:1 Alkohol. Bei den CV-Copepoditen war der relative Anteil der kürzerkettigen Fettalkohole größer als bei den Weibchen.

Oncaea borealis

Die Weibchen von *O. borealis* zeigten sowohl signifikante saisonale Unterschiede der Trypsinaktivitäten im Grönlandseewirbel als auch signifikante Aktivitätsunterschiede zwischen der polaren Region bei 81°N und der arktischen Region der eisfreien Grönlandsee. Die höch-

ste mittlere Trypsinaktivität trat im Grönlandseewirbel auf. Bei *O. borealis* unterschieden sich die Weibchen und CV-Copepodite im Gegensatz zu *O. similis* stark in der Zusammensetzung der Fettsäuren und Fettalkohole. Bei den Weibchen dominierten kürzerkettige Bestandteile mit 14 und 16 Kohlenstoffatomen. Die CV-Copepodite wiesen größere relative Anteile der langkettigen Komponenten mit 20 und 22 Kohlenstoffatomen auf. Die Gesamtzusammensetzung deutet auf eine omnivore/opportunistische Ernährungsweise beider Stadien hin.

Pseudocalanus minutus

Die *P. minutus* Weibchen hatten saisonal und regional unterschiedliche Trypsinaktivitäten mit den höheren Werten in den eisbedeckten Gebieten des Grönlandseewirbels und des Atlantischen Rückstroms. Dies kann durch die mögliche Nutzung von Eisalgen oder eisassoziiertem Mikrozooplankton als Nahrungsquelle hervorgerufen worden sein. Bei 78°N lagen die Trypsinaktivitäten der CV-Copepodite im Bereich der Aktivitäten der Weibchen. Im Gegensatz zu den eisbedeckten Regionen fiel eine große Zahl der Trypsinaktivitäten der Weibchen im eisfreien Gebiet des Grönlandseewirbels in den mit den Labordaten generierten 20-Tage-Hungerbereich. Hier war *P. minutus* vermutlich schlechten Nahrungsbedingungen ausgesetzt. Die Zusammensetzung der Fettsäuren und Fettalkohole der *P. minutus* Weibchen wurde von den kürzerkettigen Bestandteilen dominiert. Die Markerfettsäuren für eine herbivor geprägte omnivore Ernährung (18:1(n-9), 16:1(n-7)), sowie die typischen Fettalkohole bei carnivor oder detritivor Ernährungsweise (14:0, 16:0) waren die Hauptkomponenten. Das ermittelte Lipidmuster deutete auf eine Spätwintersituation im Ernährungszustand mit omnivor/opportunistischer Ernährungsweise hin.

Microcalanus pygmaeus

Die Trypsinaktivitäten der *M. pygmaeus* Weibchen wiesen signifikante regionale Unterschiede auf. Das Gebiet im Atlantischen Rückstrom zeigte gegenüber den anderen Regionen höhere absolute Aktivitäten und eine größere Streuung der Einzelwerte. Die CV-Copepodite folgten dem Schema der Weibchen. Sie hatten gegenüber den Weibchen in der polaren Region bei 81°N eine höhere mittlere Trypsinaktivität. Die *M. pygmaeus* CV-Copepodite ließen keinen generellen Trend in ihrer Lipidzusammensetzung erkennen. Die für den herbivoren/opportunistischen Freßtyp charakteristischen Markerfettsäuren (16:0, 16:1(n-7), 18:1(n-9), 20:5(n-3), 22:1(n-11), 22:6(n-3)) waren in den einzelnen Regionen meist in unterschiedlichem Maße vorhanden. Die Variabilität in der Komposition der Bestandteile erschwerte eine saisonale Zuordnung, jedoch wurde eine Spätwintersituation im Ernährungszustand und in der Ernährungsweise angenommen.

Die individuelle Variabilität der Trypsinaktivitäten der Feldproben innerhalb einer Region war unabhängig von der Artzugehörigkeit groß. Dies ließ keine eindeutige Zuordnung der Trypsinaktivitäten zu einer Winter- oder Frühjahrssituation zu. Die omnivoren *O. similis* und *O. borealis* und *M. pygmaeus* und die überwiegend herbivoren *P. minutus* können als Opportunisten auch ohne eine vorhandene Phytoplanktonblüte gute Ernährungsbedingungen vorfinden, was die Erklärung der unterschiedlichen individuellen Ernährungszustände erschwert.



7 Literatur

- AAGAARD, K. & CARMACK, E. C. (1989): The role of sea ice and other fresh water in the arctic circulation. *J. Geophys. Res.* **94**, C10: 14485-14498
- AAGAARD, K. & COACHMAN, L. K. (1968a): The East Greenland Current north of the Denmark Strait, I., *Arctic* **21** (3): 181-200
- AAGAARD, K., SWIFT, J. H. & CARMACK, E. C. (1985): Thermohaline circulation in the Arctic Mediterranean Seas. *J. Geophys. Res.* **90**, C3: 4833-4846
- ALBERS, C. S. (in Vorbereitung): Lipidstoffwechsel polarer Copepoden: Laborexperimente und Felduntersuchungen
- ALBERS, C. S., KATTNER, G. & HAGEN, W. (1996): The compositions of wax esters, triacylglycerols and phospholipids in Arctic and Antarctic copepods: evidence of energetic adaptations. *Mar. Chem.* **55**: 347-358
- ALLDREDGE, A. L. (1972): Abandoned larvacean houses: Unique food source in the pelagic environment. *Science* **177**: 885-887
- APOLLONIO, S. (1985): Arctic marine phototrophic systems: functions of sea ice stabilization. *Arctic* **38**: 167-173
- ARON, W. (1962): Some aspects of sampling the macroplankton. *Rapp. P. -v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.* **153**: 29-38
- ASHJIAN, C. J., SMITH, S. L., BIGNAMI, F., HOPKINS, T. & LANE, P. V. Z. (1997): Distribution of zooplankton in the Northeast Water Polynya during summer 1992. *J. Mar. Syst.* **10**: 279-298
- AUEL, H. (1995): Die horizontale und vertikale Verbreitung des Mesozooplanktons im europäischen Sektor des Nordpolarmeeres - Übersicht und deue Daten. Diplomarbeit, Univers. Kiel: 95 S.
- BAARS, M. A. & OOSTERHUIS, S. S. (1984): Diurnal feeding rhythms in North Sea copepods measured by gut fluorescence, digestive enzyme activity and grazing labelled food. *Neth. J. Sea Res.* **18**: 97-119
- BÅMSTEDT, U. (1974): Biochemical studies on the deep-water pelagic community of Korsfjorden, western Norway - methodology and sample design. *Sarsia* **56**: 71-86
- BÅMSTEDT, U. (1986): Chemical composition and energy content. In: CORNER, E. D. S. & O'HARA, S. (eds.): *Biological chemistry of marine copepods*. Univ. Press, Oxford: 1-58
- BÅMSTEDT, U. (1988): Interspecific, seasonal and diel variations in zooplankton trypsin and amylase activities in Kosterfjorden, western Sweden. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **44**: 15-24

- BÅMSTEDT, U. & TANDE, K. (1988): Physiological responses of *Calanus finmarchicus* and *Metridia longa* (Copepoda: Calanoida) during the winter-spring transition. *Mar. Biol.* **99**: 31-38
- BÅMSTEDT, U., HÅKANSON, J. L., BRENNER-LARSEN, J., BJÖRNSSEN, P. K., GEERTZ-HANSEN, O. & TISELIUS, P. (1990): Copepod nutritional condition and pelagic production during autumn in Kosterfjorden, western Sweden. *Mar. Biol.* **104**: 197-208
- BÅMSTEDT, U., TANDE, K., NICOLAJSSEN, H. (1985): Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: physiological adaptations in *Metridia longa* (Lubbock) to the overwintering period. In: GRAY, J. S. & CHRISTIANSEN, M. E. (eds.): Marine biology of polar regions and effects of stress on marine organisms. John Wiley & Sons, Chichester: 313-327
- BARNES, H. & BLACKSTOCK, J. (1973): Estimation of lipids in marine animals and tissues: detailed investigation of the sulfophosphovanillin method for "total" lipids. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **12**: 103-118
- BARNES, H. & MARSHALL, S. M. (1951): On the variability of replicate plankton samples and some applications of 'contagious' series to the statistical distribution of catches over restricted periods. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **30**: 233-263
- BARRINGTON, E. J. W. (1962): Digestive enzymes. *Adv. Comp. Physiol. Biochem.* **1**: 1-65
- BERGMEYER, H. U. (1977): Grundlagen der enzymatischen Analyse. Verlag Chemie, Weinheim/Bergstr.: 260 S.
- BERGMEYER, H. U. (1983): Methoden der enzymatischen Analyse. 3. Auflage, Verlag Chemie, Weinheim/Bergstr.: Mehrbändig, wird ständig ergänzt
- BÖTTGER-SCHNACK, R. (1990): Community structure and vertical distribution of cyclopoid copepods in the Red Sea. I. Central Red Sea, autumn 1980. *Mar. Biol.* **106**: 473-485
- BÖTTGER-SCHNACK, R., SCHNACK, D. & WEIKERT, H. (1989): Biological observations on small cyclopoid copepods in the Red Sea. *J. Plankton Res.* **11**: 1089-1101
- BOND, R. M. (1934): Digestive enzymes of the pelagic copepod *Calanus finmarchicus*. *Biol. Bull.* **67**: 461-465
- BOURKE, R. H., NEWTON, J. L., PAQUETTE, R. G. & TUNNICLIFFE, M. D. (1987): Circulation and water masses of the East Greenland Shelf. *J. Geophys. Res.* **92**, C7: 6729-6740
- BRAY, J. R. & CURTIS, J. T. (1957): An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* **27**: 325-349
- BRODSKII, K. A. (1967): Calanoida of the far eastern seas and Polar Basin of the USSR. In: PAVLOVSKII, E. N. (Hrsg.): Keys to the Fauna of the USSR. Israel Progr. Sci. Transl., Jerusalem **35**: 440 S.

- BRODSKII, K. A., VISHKVARTSEVA, N. V., KOS, M. S. & MARKHASEVA, E. L. (1983): Calanoid copepods from the seas of the USSR and adjacent waters (russisch). Nuka, Leningrad 1: 356 S.
- BUDÉUS, G., MAUL, A.-A. & KRAUSE, G. (1993): Variability in the Greenland Sea as revealed by a repeated high spatial resolution conductivity-temperature-depth survey. J. Geophys. Res. 98, C6: 9985-10000
- BÜCKMANN, A. (1945): Appendicularia I-III. Fich. Ident. Zoopl. 7: 1-9
- CARMACK, E. (1986): Circulation and mixing in ice-covered waters. In: VON UNTERSTEINER, N. (Hrsg.): The geophysics of sea ice. Plenum Press, New York: 641-712
- CARMACK, E. & AAGAARD, K. (1973): On the deep water of the Greenland Sea. Deep-Sea Res. 20: 687-715
- CHRISTIE, W. W. (1982): Lipid Analyses. Pergamon Press, Oxford: 207 S.
- CLARKE, A. (1983): Life in cold water: the physiological ecology of polar marine ectotherms. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 21: 341-453
- CLARKE, A. & PECK, L. S. (1991): The physiology of polar marine zooplankton. In: SAKSHAUG, E., HOPKINS, C. C. E. & ØRITSLAND, N. A. (eds.): Proc. Pro Mare Symp. 1990. Polar Res 10, 2: 355-369
- CLARKE, A., HOLMES, L. J. & HOPKINS, C. C. E. (1987): Lipid in an Arctic food chain: *Calanus*, *Bolinopsis*, *Beroe*. Sarsia 72: 41-48
- CLARKE, K. R. & WARWICK, R. M. (1994): Change in marine communities: an approach to statistical analyses and interpretation. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth: 144 S.
- CLARKE, R. A., SWIFT, J. H., REID, J. L. & KOLTERMANN, K.-P. (1990): The formation of Greenland Sea Deep Water: Double diffusion or deep convection? Deep-Sea Res. 37: 1385-1424
- CONOVER, R. J. & HUNTLEY, M. (1991): Copepods in ice-covered seas - distribution, adaptations to seasonally limited food, metabolism, growth patterns and life cycle strategies in polar seas. J. Mar. Syst. 2: 1-41
- CONOVER, R. J., HERMAN, A. W., PRINSENBERG, S. J. & HARRIS, L. R. (1986b): Distribution and feeding by the copepod *Pseudocalanus* under fast ice during the Arctic spring. Science 232: 1245-1247
- CRIPPS, G. C. & HILL, H. J. (1998): Changes in lipid composition of copepods and *Euphausia superba* associated with diet and environmental conditions in the marginal ice zone, Bellingshausen Sea, Antarctica. Deep-Sea Res. I. 45: 1357-1381
- DIEL, S. (1989): Zur Lebensgeschichte dominanter Copepodenarten (*Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus*, *Metridia longa*) in der Framstaße. Dissertation, Univers. Kiel: 140 S.

- EDLER, L. (1979): Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea: Phytoplankton and Chlorophyll. *Baltic Marine Biologists* 5: 1-38
- EICKEN, H. (1995): Wie polar wird ein Polarmeer durch das Meereis? **In:** HEMPEL, I. & HEMPEL, G. (Hrsg.): *Biologie der Polarmeere*. Gustav-Fischer-Verlag, Jena: 58-76
- ERLANGER, B. F., KOKOWSKY, N. & COHEN, W. (1961): The preparation and properties of two new chromogenic substrates of trypsin. *Arch. Biochem. Biophys.* 95: 271-278
- FAHL, K. (1995): Biochemische Untersuchungen zum Lipidstoffwechsel antarktischer Copepoden. *Ber. Polarforsch.* 157: 135 S.
- FAHRBACH, E. (1995): Die Polarmeere - ein Überblick. **In:** HEMPEL, I. & HEMPEL, G. (Hrsg.): *Biologie der Polarmeere*. Gustav-Fischer-Verlag, Jena: 24-44
- FALK-PETERSEN, S., HOPKINS, C. C. E. & SARGENT, J. R. (1990): Trophic relationships in the pelagic Arctic food web. **In:** BARNES, M & GIBSON, R. N. (eds): *Trophic relationships in the marine environment*. Proc. 24th Europ. Mar. Biol. Symp. Aberdeen University Press, Aberdeen: 315-334
- FALK-PETERSEN, S., SARGENT, J. R. & TANDE, K. S. (1987): Lipid composition of zooplankton in relation to the sub-Arctic food web. *Polar Biol.* 8: 115-120
- FARRAN, G. P. (1948): Copepoda, sub-order: Calanoida, family: Metridiidae, genus: *Metridia*. *Fich. Ident. Zool.* 14: 1-4
- FIELD, J. G., CLARKE, K. R. & WARWICK, R.M. (1982): A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8: 37-52
- FOLCH, J., LEES, M. & SLOANE-STANLEY, G. H. (1957): A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. biol. Chem.* 226: 497-509
- FROST, B. W. (1989): A taxonomy of the marine calanoid copepod genus *Pseudocalanus*. *Can. J. Zool.* 67: 525-551
- GAUDY, R. & BOUCHER, J. (1983): Relation between respiration, excretion (ammonia and inorganic phosphorus) and activity of amylase and trypsin in different species of pelagic copepods from an Indian ocean equatorial area. *Mar. Biol.* 75: 37-45
- GAULD, D. T. (1966): The swimming and feeding of planktonic copepods. **In:** BARNES, H. (Hrsg.): *Some contemporary studies in marine science*. George Allen and Unwin Ltd., London: 313-334
- GEINRIKH (=Heinrich), A. K. (1962b): The life histories of plankton animals and seasonal cycles of plankton communities in the oceans. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 27: 15-24
- GIGUÈRE, L. A., ST-PIERRE, J. F., BERNIER, B., VENZINA, A. & RONDEAU, J. G. (1989): Can we estimate the true weight of zooplankton samples after chemical preservation? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 522-527

- GONZÁLEZ, H. E. & SMETACEK, V. (1994): The possible role of the cyclopoid copepod *Oithona* in retarding vertical flux of zooplankton faecal material. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 113: 233-246
- GRAEVE, M. (1993): Umsatz und Verteilung von Lipiden in arktischen marinen Organismen unter besonderer Berücksichtigung unterer trophischer Stufen. *Ber. Polarforsch.* 124: 141 S.
- GRAEVE, M., KATTNER, G. & HAGEN, W. (1994a): Herbivorous or omnivorous? On the significance of lipid compositions as trophic markers in Antarctic copepods. *Deep-Sea Res.* 41: 915-924
- GRAEVE, M., KATTNER, G. & HAGEN, W. (1994b): Diet-induced changes in the fatty acid composition of Arctic herbivorous copepods: Experimental evidence of trophic markers. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 182: 97-110
- GRAINGER, E. H. (1989): Vertical distribution of zooplankton in the central Arctic Ocean. In: REY, L. & ALEXANDER, V. (eds.): *Proc. 6th Conf. Comité Arctique Int.* 1985: 48-60
- GRICE, G. D. (1962): Copepods collected by the nuclear submarine Seadragon on a cruise to and from the North Pole, with remarks on their geographic distribution. *J. Mar. Res.* 20: 97-108
- GUILBAULT, G. G. (1973): *Practical fluorescence - theory and techniques.* M. Dekker, New York: 616 S.
- HABERSTROH, D. (1985): Die Vertikalverteilung von planktonischen Crustaceen auf einem Schnitt in der nördlichen Framstraße. Diplomarbeit, Univers. Würzburg: 140 S.
- HAGEN, W. (1988): Zur Bedeutung der Lipide im antarktischen Zooplankton. *Ber. Polarforsch.* 49: 129 S.
- HAGEN, W. (1996): On the role of lipids in the ecology of polar plankton and nekton - a synopsis. Habilitation, Univers. Kiel: 125 S.
- HAGEN, W. & SCHNACK-SCHIEL, S. B. (1996): Seasonal lipid dynamics in dominant Antarctic copepods: Energy for overwintering or reproduction? *Deep-Sea Res. I.* 43 (2): 139-158
- HALLBERG, E. & HIRCHE, H.-J. (1980): Differentiation of mid-gut in adults and over-wintering copepodids of *Clanus finmarchicus* (Gunnerus) and *C. helgolandicus* (Claus). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 48: 283-295
- HANSSSEN, H. (1993): Zur Verteilung des oberflächennahen Zooplanktons im europäischen Nordpolarmeer. Diplomarbeit, Univers. Kiel: 97 S.
- HANSSSEN, H. (1997): Das Mesozooplankton im Laptevmeer und östlichen Nansen-Becken - Verteilung und Gemeinschaftsstrukturen im Spätsommer. *Ber. Polarforsch.* 229: 131 S.
- HARRIS, R. P., SAMAIN, J. F., MOAL, J., MARTIN-JÉZÉQUEL, V. & POULET, S. A. (1986): Effects of algal diet on digestive enzyme activity in *Calanus helgolandicus*. *Mar. Biol.* 90: 353-361

- HASLER, A. D. (1937): The physiology of digestion in plankton crustacea. II. Further studies on the digestive enzymes of (A) *Daphnia* and *Polyphemus*, (B) *Diaptomus* and *Calanus*. Biol. Bull. 72:290-298
- HASSETT, R. P. (1994): Digestive enzyme activity is present in mature copepods despite the absence of the corresponding substrates in the diet during development. J. Plankton Res. 16: 413-420
- HASSETT, R. P. & LANDRY, M. R. (1982): Digestive carbohydrase activities in individual marine copepods. Mar. Biol. Lett. 3: 211-221
- HASSETT, R. P. & LANDRY, M. R. (1983): Effect of food-level acclimation on digestive enzyme activities and feeding behaviour of *Calanus pacificus*. Mar. Biol. 75: 47-55
- HASSETT, R. P. & LANDRY, M. R. (1988): Short-term changes in feeding and digestion by the copepod *Calanus pacificus*. Mar Biol. 99: 63-74
- HAUPT, O., BEESE, H., DONNER, G., KRUMBHOLZ, M., LORENTZEN, C., MARQUARDT, L. PEEKEN, I. & THORSEN, I. (1998): Conditions of primary production and particle flux in the sub-ice boundary layer and the epipelagial during spring. In: SPINDLER, M., HAGEN, W. & STÜBING, D. (Hrsg.): Wissenschaftlicher Fahrtbericht über die Arktis-Expedition ARK-XIII/1 von 1997 mit FS "Polarstern". Ber. Polarforsch. 296: 30-34
- HEAD, E. J. H. & CONOVER, R. J. (1983): Induction of digestive enzymes in *Calanus hyperboreus*. Mar. Biol. Lett. 4: 219-231
- HEAD, E. J. H. & HARRIS, L. R. (1985): Physiological and biochemical changes in *Calanus hyperboreus* from Jones Sound NWT during the transition from summer feeding to overwintering condition. Polar Biol. 4: 99-106
- HELLAND-HANSEN, B. & NANSEN, F. (1909): The Norwegian Sea. - Its physical oceanography based upon the Norwegian researches 1900-1904. Rep. Nor. Fish. Mar. Invest. 2 (2): 1-390
- HEMPEL, G. (1985): On the biology of polar seas, particularly the Southern Ocean. In: GRAY, J.S. & CHRISTIANSEN, M.E. (eds.): Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms. John Wiley & Sons Ltd., Chichester: 3-33
- HIRCHE, H.-J. (1979): Untersuchungen über die Verdauungsenzyme von Zooplankton mit besonderer Berücksichtigung von *Calanus spec.*. Dissertation, Univers. Kiel: 151 S.
- HIRCHE, H.-J. (1981): Digestive enzymes of copepodids and adults of *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus* in relation to particulate matter. Kieler Meeresforsch., Sonderh. 5: 174-185
- HIRCHE, H.-J. (1983): Overwintering of *Calanus finmarchicus* and *Calanus helgolandicus*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 11: 281-290
- HIRCHE, H.-J. (1989): Spatial distribution of digestive enzyme activities of *Calanus finmarchicus* and *C. hyperboreus* in Fram Strait/Greenland Sea. J. Plankton Res. 11, 3: 431-443

- HIRCHE, H.-J. (1991): Distribution of dominant calanoid copepod species in the Greenland Sea during late fall. *Polar Biol.* **11**: 351-362
- HIRCHE, H.-J. & KATTNER, G. (1993): Egg production and lipid content of *Calanus glacialis* in spring: indication of a food-dependent and food-independent reproductive mode. *Mar. Biol.* **117**: 615-622
- HIRCHE, H.-J. & KWASNIEWSKI, S. (1997): Distribution, reproduction and development of *Calanus* species in the Northeast Water in relation to environmental conditions. *J. Mar. Syst.* **10**: 299-317
- HIRCHE, H.-J., BAUMANN, M. E. M., KATTNER, G. & GRADINGER, R. (1991): Plankton distribution and the impact of copepod grazing on primary production in Fram Strait, Greenland Sea. *J. Mar. Syst.* **2**: 477-494
- HIRCHE, H.-J., HAGEN, W., MUMM, N. & RICHTER, C. (1994): The Northeast Water Polynja, Greenland Sea. III. Meso- and macrozooplankton distribution and production of dominant herbivorous copepods during spring. *Polar Biol.* **14**: 491-503
- HJELMELAND, K. (1995): Trypsin in fish: Studies of the enzyme and its inhibitors in the digestive system and epidermis of fish. Dissertation. Univers. Tromsø, Norwegen
- HOPKINS, C. C. E., SEIRING, J. V., NYHOLMEN, O. & HERMANNSEN, A. (1984a): Ecological energetics from total lipid and total protein: fact and artifact using a gravimetric method for lipid and a biuret method for protein. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **22**: 211-261
- HOPKINS, T. L. (1969): Zooplankton standing crop in the Arctic Basin. *Limnol. Oceanogr.* **14**: 80-85
- HOPKINS, T. L. (1985): Food web of an Antarctic midwater ecosystem. *Mar. Biol.* **89**: 197-212
- HOPKINS, T. L. & TORRES, J. J. (1988): The zooplankton community in the vicinity of the ice edge, western Weddell Sea, March 1986. *Polar Biol.* **9**: 79-87
- HOPKINS, T. L., LANCRAFT, T. M., TORRES, J. J. & DONNELLY, J. (1993): Community structure and trophic ecology of zooplankton in the Scotia Sea marginal ice zone in winter (1988). *Deep-Sea Res.* **40**: 81-105
- HUNTLEY, M. (1981): Nonselective, nonstaturated feeding by three calanoid copepod species in the Labrador Sea. *Limnol. Oceanogr.* **26** (5): 831-824
- HUNTLEY, M. (1988): Feeding biology of *Calanus*: a new perspective. *Hydrobiologia* **167/168**: 83-99
- JOHANNESSEN, O. M. (1986): Brief overview of the physical oceanography. In: HURDLE, B. G. (Hrsg.): *The Nordic seas*. Springer, Berlin: 103-127
- KANAOKA, Y., TAKAHASHI, T., NAKAYAMA, H., TAKADA, K., KIMURA, T. & SAKAIBARA, S. (1977): Synthesis of key fluorogenic amide, L-arginine-4-methyl-

- coumarinyl-7-amide (L-Arg-MCA) and its derivatives. Fluorescence assays for trypsin and papain. *Chem. Pharm. Bull.* **25**: 3126-3128
- KATTNER, G. & FRICKE, H. S. G. (1986): Simple gas-liquid chromatographic method for the simultaneous determination of fatty acids and alcohols in wax esters of marine organisms. *J. Chromatogr.* **361**: 263-286
- KATTNER, G. & HAGEN, W. (1995): Polar herbivorous copepods - different pathways in lipid biosynthesis. *ICES J. Mar. Sci.* **52**: 329-335
- KATTNER, G., KRAUSE, M. & TRAHMS, J. (1981): Lipid Composition of some typical North Sea copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **4**: 69-74
- KELLERMANN, A. (1987): Food and feeding ecology of postlarval and juvenile *Pleuragramma antarcticum* (Pisces; Notothenioidei) in the seasonal pack ice zone off the Antarctic Peninsula. *Polar Biol.* **7**: 307-315
- KLEKOWSKI, R.Z. & WESLAWSKI, J. M. (1991): Atlas of the marine fauna of southern Spitzbergen, Vol. 2 Invertebrates Part 1. Polish Academy of Sciences, Institute of Oceanology, Gdansk: 550 S.
- KOSOBOKOVA, K. N. (1980): Caloric value of some zooplankton representatives from the central Arctic Basin and the White Sea. *Oceanology* **22**: 744-750
- KRUSKAL, J. B. & WISH, M. (1978): Multidimensional scaling. Sage Publications, Beverly Hills, California: 93 S.
- KRUSKAL, W. H. & WALLIS, W. A. (1952): Use of ranks in one-criterion analysis of variance. *J. Amer. Statist. Assoc.* **47**: 583-621
- LAMPITT, R. S. & GAMBLE, J. C. (1982): Diet and respiration of the small planktonic marine copepod *Oithona nana*. *Mar. Biol.* **66**: 185-190
- LEE, R. F. (1975): Lipids of Arctic zooplankton. *Comp. Biochem. Physiol.* **51B**: 263-266
- LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P. (1983): Numerical Ecology. Elsevier, Amsterdam: 1-419
- LONGHURST, A. R. (1985): The structure and evolution of plankton communities. *Progr. Oceanogr.* **15**: 1-35
- LOZÁN, J. L. (1992): Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler. Pareys Studentexte **74**. Paul Parey, Berlin: 237 S.
- MALT, S. J. (1983): Copepoda, *Oncaea*. *Fich. Ident. Zool.* **169/170/171**: 1-11
- MANN, H. B. & WHITNEY, D. R. (1947): On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Ann. Math. Statist.* **18**: 50-60
- MARKHASEVA, E. L. (1996): Calanoid copepods of the family Aetideidae of the world ocean. Russian Academy of Sciences, St. Petersburg: 331 S.

- MARSHALL, P. T. (1957): Primary production in the Arctic. *J. du Conseil* **23**: 173-177
- MAUCHLINE, J. (1998): The biology of calanoid copepods. Academic Press, San Diego: 710 S.
- MAYZAUD, O., MAYZAUD, P., DE LA BIGNE, C., GROHAN, P. & CONOVER, R. J. (1984): Diurnal changes in the particulate environment, feeding activity and digestive enzyme concentration in neritic zooplankton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **84**: 15-35
- MAYZAUD, P. (1980a): Some sources of variability in the determination of digestive enzyme activity in zooplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **37**: 1426-1432
- MAYZAUD, P. (1986a): Digestive enzymes and their relation to nutrition. In: CORNER, E. D. S. & O'HARA, S. (eds.): The biological chemistry of marine copepods. Univ. Press, Oxford: 165-225
- MAYZAUD, P. & CONOVER, R. J. (1976): Influence of potential food supply on the activity of digestive enzymes of neritic zooplankton. In: PERSOONE, G. & JASPERS, E. (eds.): Proc. 10th Europ. Mar. Biol. Symp. Universa Press, Wetteren. **2**: 415-427
- MAYZAUD, P., ROCHE-MAYZAUD, O. & RAZOULS, S. (1992): Medium term time acclimation of feeding and digestive enzyme activity in marine copepods: influence of food concentration and copepod species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **89**: 197-212
- MCGOWAN, J. A. & FRAUNDORF, V. (1966): The relationship between size of net used and estimates of zooplankton diversity. *Limnol. Oceanogr.* **11**, 3: 456-469
- METZ, C. (1993): Verbreitung von Cyclopoida (Copepoda, Crustacea) im Weddellmeer. Diplomarbeit, Univers. Kiel: 81 S.
- METZ, C. (1996): Lebensstrategien dominanter antarktischer Oithonidae (Cyclopoida, Copepoda) und Oncaeidae (Poecilostomatoida, Copepoda) im Bellingshausenmeer. Dissertation, Univers. Kiel: 122 S.
- METZ, C. (1998): Feeding of *Oncaea curvata* (Poecilostomatoida, Copepoda). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **169**: 229-235
- MORTON, J. E. (1957): Opisthobranchia, order: Gymnosomata, family: Clionidae. *Fich. Ident. Zool.* **80**: 1-4
- MUMM, N. (1991): Zur sommerlichen Verteilung des Mesozooplanktons im Nansen-Becken, Nordpolarmeer. *Ber. Polarforsch.* **92**: 146 S.
- MUMM, N., AUEL, H., HANSEN, H., HAGEN, W., RICHTER, C. & HIRCHE, H.-J. (1998): Breaking the ice: large-scale distribution of mesozooplankton after a decade of Arctic and transpolar cruises. *Polar Biol.* **20**: 189-197
- NORRBIN, M. F. (1991): Gonad maturation as an indication of seasonal cycles for several species of small copepods in the Barents Sea. *Polar Res.* **10**: 421-432

- NORRBIN, M. F. (1992): Overwintering strategies of small copepods in high latitude marine environments. Dissertation, Univers. Göteborg
- NORRBIN, M. F., OLSEN, R.-E. & TANDE, K. S. (1990): Seasonal variation in lipid class and fatty acid composition of two small copepods in Balsfjorden, northern Norway. *Mar. Biol.* **105**: 205-211
- PAFFENHÖFER, G.-A. (1993): On the ecology of marine cyclopoid copepods (Crustacea, Copepoda). *J. Plankton Res.* **15**: 37-55
- PAFFENHÖFER, G.-A. (1998): Heterotrophic protozoa and small metazoa: feeding rates and prey-consumer interactions. *J. Plankton Res.* **20**: 121-133
- PARSONS, T. R., TAKAHASHI, M. & HARGRAVE, B. (1984): Biological Oceanographic Processes. Third Edition. Pergamon Press, Oxford: 300 S.
- PIELOU, E. C. (1966): Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and disuse. *Am. Nat.* **100**: 463-465
- PIEPENBURG, D. (1988): Zur Zusammensetzung der Bodenfauna in der westlichen Fram-Straße. *Ber. Polarforsch.* **52**: 1-118
- PAQUETTE, R. G., BOURKE, R. H., NEWTON, J. F. & PERDUE, W. F. (1985): The East Greenland Polar Front in autumn. *J. Geophys. Res.* **90**, C3: 4866-4882
- PAVSHTIKS, E. A. (1971): Seasonal variations in the number of zooplankton in the region of the North Pole. *Dokl. Akad. Nauk SSSR Biol. Sci.* **196**: 59-62
- PERRY, R.K. (1986): Bathymetry. In: HURDLE, B. G. (Hrsg.): The Nordic seas. Springer, Berlin: 211-234
- PERTSOVA, N. M. & KOSOBOKOVA, K. N. (1996): Sex ratio, reproduction and fecundity of *Pseudocalanus minutus* (Krøyer) in the White Sea. *Oceanology* **36**: 704-712
- QUADFASEL, D. & MEINCKE, J. (1987): Note on the thermal structure of the Greenland Sea gyres. *Deep-Sea Res.* **34**: 1883-1888
- QUADFASEL, D., GASCARD, J.-C. & KOLTERMANN, K.-P. (1987): Large-scale oceanography in Fram Strait during the 1984 Marginal Ice Zone Experiment. *J. Geophys. Res.* **92**, C7: 6719-6728
- RICHTER, C. (1994): Regional and seasonal variability in the vertical distribution of mesozooplankton in the Greenland Sea. *Ber. Polarforsch.* **154**: 87 S.
- ROCHE-MAYZAUD, O., MAYZAUD, P. & BIGGS, D. C. (1991): Medium-term acclimation of feeding and of digestive and metabolic enzyme activity in the neritic copepod *Acartia clausi*. I. Evidence from laboratory experiments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **69**: 25-40

- RUNGE, J. A. & INGRAM, R. G. (1988): Underice grazing by planktonic, calanoid copepods in relation to a bloom of ice microalgae in southeastern Hudson Bay. *Limnol. Oceanogr.* 33 (2): 280-286
- RUNGE, J. A. & INGRAM, R. G. (1991): Under-ice feeding and diel migration by planktonic copepods *Calanus glacialis* and *Pseudocalanus minutus* in relation to the ice algal production cycle in southeastern Hudson Bay, Canada. *Mar. Biol.* 108: 217-225
- SAKSHAUG, E. (1989): The physical ecology of polar phytoplankton. In: REY, L. & ALEXANDER, V. (Hrsg.): Proceedings of the 6th Conference of the Comité Arctique International. Brill, Leiden: 61-89
- SAMAIN, J. F., DANIEL, J. Y. & LE COZ, J. R. (1977): Trypsine, amylase et protéines du zooplancton: dosage automatique et manuel. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 29: 279-289
- SAMAIN, J. F., MOAL, J., DANIEL, J. Y. & LE COZ, J. R. (1981): Possible processes of nutritive adaptations for zooplankton: a demonstration on *Artemia*. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.* 5: 218-228
- SARGENT, J. R. & FALK-PETERSEN, S. (1988): The lipid biochemistry of calanoid copepods. *Hydrobiol.* 167/168: 101-114
- SARGENT, J. R. & HENDERSON, R. J. (1986): Lipids. In: CORNER, E. D. S. & O'HARA, S. (eds.): Biological Chemistry of Marine Copepods. Univ. Press, Oxford: 59-108
- SARS, G. O. (1900): Crustacea. In: NANSEN, F. (Hrsg.): Norwegian North Polar Expedition 1893-1896. *Scient. Res.* 1 (5): 1-137
- SARS, G. O. (1903): An account of the Crustacea of Norway, Copepoda: Calanoida, with short descriptions and figures of all the species. *Bergen Museum* 4:171S.
- SCHNACK-SCHIEL, S. B. & MIZDALSKI, E. (1994): Seasonal variations in distribution and population structure of *Microcalanus pygmaeus* and *Ctenocalanus citer* (Copepoda: Calanoida) in the eastern Weddell Sea, Antarctica. *Mar. Biol.* 119: 357-366
- SHANNON, C. E. & WEAVER, W. (1963): The Mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana: 117 S.
- SHERMAN, K., GREEN, J. & COHEN, E. (1976): Variation in subsampling of zooplankton from the ICNAF area. Annual Meeting - June 1976, ICNAF Res. Doc. 76/VI/81 Serial No. 3893
- SIEBURTH, J. M., SMETACEK, V. & LENZ, J. (1978): Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.* 23: 1256-1263
- SMITH, S. L. (1990): Egg production and feeding by copepods prior to the spring bloom of phytoplankton in Fram Strait, Greenland Sea. *Mar. Biol.* 106: 59-69

- SMITH, S. L. & SCHNACK-SCHIEL, S. B. (1990): Polar Zooplankton. In: SMITH, W.O. (Hrsg.): Polar Oceanography, Part B: Chemistry, Biology and Geology. Academic Press, New York: 527-598
- SMITH, S. L., SMITH, W. O., CONDISPOTI, L. A. & WILSON, D. L. (1985): Biological observations in the marginal ice zone of the East Greenland Sea. J. Mar. Res. 43: 693-717
- SMITH, W. O., BAUMANN, M. E. M., WILSON, D. L. & ALETSEE, L. (1987): Phytoplankton biomass and productivity in the marginal ice zone of the Fram Strait during summer, 1984. J. Geophys. Res. 92: 6777-6786
- SPINDLER, M., HAGEN, W. & STÜBING, D. (Hrsg.): Wissenschaftlicher Fahrtbericht über die Arktis-Expedition ARK-XIII/1 von 1997 mit FS "Polarstern". Ber. Polarforsch. 296: 30-34
- STRYER, L. (1991): Biochemie. 3. Aufl. (deut. Übersetzung), Spektrum Akad. Verlag, Heidelberg: 1127 S.
- SWIFT, J. H. (1986): The arctic waters. In: HURDLE, B. G. (Hrsg.): The Nordic seas. Springer, Berlin: 129-153
- SWIFT, J. H. & AAGAARD, K. (1981): Seasonal transtions and water mass formation in the Iceland and Greenland seas. Deep-Sea Res. 28 (10): 1107-1129
- TANDE, K. S. & SLAGSTAD, D. (1982): Ecological investigation on the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway. Seasonal and short-time variations in enzyme activity in copepodite stage V and VI males and females of *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Sarsia 67: 63-68
- TODD, C. D. & LAVERACK, M. S. (1991): Coastal marine zooplankton. Cambridge University Press, Cambridge, New York: 106 S.
- TURNER, J. T. (1986): Zooplankton feeding ecology: contents of fecal pellets of the cyclopoid copepods *Oncaea venusta*, *Corycaeus amazonicus*, *Oithona plumifera* and *O. simplex* from the northeastern Gulf of Mexico. P.S.Z.N. I. Mar. Ecol. 7: 289-302
- UEBERSCHÄR, B. (1988): Determination of the nutritional condition of individual marine fish larvae by analyzing their proteolytic enzyme activities with a highly sensitive fluorescence technique. Meeresforsch. 32: 144-154
- UEBERSCHÄR, B. (1995): The use of tryptic enzyme acivity measurement as a nutritional condition index: laboratory calibration data and field application. ICES mar. Sci. Symp. 201: 119-129
- UNSTAD, K. H. & TANDE, K. S. (1991): Depth distribution of *Calanus finmarchicus* and *C. glacialis* in relation to environmental conditions in the Barents Sea. Polar Res. 10, 2: 409-420
- VAN AKEN, H. M., QUADFASEL, D. & WARPAKOWSKI, A. (1991): The Arctic Front in the Greenland Sea during February 1989: Hydrographic and biological observations. J. Geophys. Res. 96, C3: 4739-4750

- VAN DER SPOEL, S. (1972): Pteropoda: Thecosomata. Fich. Ident. Zoopl. **140-142**: 1-12
- VAN WEEL, P. B. (1960): On the secretion of digestive enzymes by the marine crab *Thalamita crenata*. Zeitschr. Vergl. Physiol. **43**: 567-577
- VERVOORT, W. (1951a): Copepoda, sub-order: Calanoida, family: Calanidae. Fich. Ident. Zoopl. **32**: 1-4
- VERVOORT, W. (1951b): Copepoda, sub-order: Calanoida, family: Pseudocalanidae, genera: *Pseudocalanus*, *Microcalanus*. Fich. Ident. Zoopl. **37**: 1-4
- VINJE, T. E. (1977): Sea ice conditions in the European sector of the marginal seas of the Arctic, 1966-1975. Norsk Polarinst. Årbok 1975: 163-174
- WADHAMS, P. (1986): The ice cover. In: HURDLE, B. G. (Hrsg.): The Nordic seas. Springer, Berlin: 21-84
- WERNER, I. (1998): Under-ice studies. In: SPINDLER, M., HAGEN, W. & STÜBING, D. (Hrsg.): Wissenschaftlicher Fahrtbericht über die Arktis-Expedition ARK-XIII/1 von 1997 mit FS "Polarstern". Ber. Polarforsch. **296**: 23-24
- WESLAWSKI, J. M., WIKTOR, J., KOSZTEYN, J., ZAJACZKOWSKI, M., WIECZOREK, P. & KOTWICKI, L. (1997): The coastal edge of the Northeast Water Polynja in spring 1993. J. Mar. Syst. **10**: 429-444
- WIBORG, K. F. (1954): Investigations on zooplankton in coastal and offshore waters off western and northwestern Norway. Rep. Nor. Fish. Mar. Invest. **11**: 1-246
- WIBORG, K. F. (1955): Zooplankton in relation to hydrography in the Norwegian Sea. Rep. Nor. Fish. Mar. Invest. **11** (4):1-66
- WICKSTEAD, J. H. (1962): Food and feeding in pelagic copepods. Proc. Zool. Soc. Lond. **139**: 545-555
- ZÖLLNER, N. & KIRSCH, K. (1962): Über die quantitative Bestimmung von Lipoiden (Mikromethode) mittels der vielen natürlichen Lipoiden (allen bekannten Plasmalipoiden) gemeinsamen Sulfophosphovanillin-Reakton. Z. ges. exp. Med. **135**: 545-561

Danksagung

An dieser Stelle vielen Dank an all diejenigen, ohne deren Hilfe und Unterstützung die Fertigstellung dieser Arbeit nicht möglich gewesen wäre:

Mein Dank gilt

- Prof. Dr. M. Spindler für die Vergabe des Themas und die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes im Institut für Polarökologie, desweiteren daß es mir möglich war, an einer unvergeßlichen Arktis-Expedition teilzunehmen.
- Prof. Dr. Wilhelm Hagen für die Betreuung der Arbeit, die vielen hilfreichen Ratschläge bei der Bearbeitung der Proben, die wertvollen Anregungen bei der Durchsicht der Manuskripte, sein immer offenes Ohr und die vielen aufmunternden Worte in den verschiedenen Phasen dieser Arbeit.
- Bernd Ueberschär für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes in der Abteilung Fischereibiologie am Instiut für Meereskunde, das zur Verfügung gestellte Analyseverfahren, die umfassende Betreuung der Laborarbeiten, die kritischen und wertvollen Ratschläge bei der Durchsicht des Manuskripts und die tolle Arbeitsatmosphäre.
- Holger Auel für die Hilfe und Geduld beim Bestimmen der Proben, die Anregungen bei der Auswertung und das Überlassen der ARK XIII/1-Proben.
- Dorothea Stübing für die Unterstützung bei der Laborarbeit, die vielen Ratschläge und Anregungen bei der Auswertung und die stetige Hilfsbereitschaft.
- Dr. Hinrich Hansen für die Durchsicht des Manuskripts, die anregende Diskussion und die wertvollen Ratschläge.
- PD Dr. Dieter Piepenburg für die Hilfe und Unterstützung bei der gemeinschaftsanalytischen und statistischen Auswertung der Ergebnisse.
- Michaela, Johanna und Angela für das Korrekturlesen der Arbeit, die kritischen Anmerkungen und die motivierenden Worte.
- Carola und Martin für die vielen guten Ratschläge, die anregenden Diskussionen und die „beengte“ Zeit im Kühlabor.

- der Arbeitsgruppe vom SFB 313 für die Bereitstellung der Hydrographiedaten.
- dem Kapitän und der Crew von FS "Polarstern" der Expedition ARK XIII/1 für die technische Unterstützung und die gute Zusammenarbeit bei der Probennahme.
- allen IPÖs für all die „kleinen“ Dinge, die motivierenden Worte und die gerühmte IPÖ-Atmosphäre.
- Barbro, Michael, Bodil, Silke, Rolf, Christopher und Marina für die guten Tips, die Hilfe bei der Literaturrecherche, das Beseitigen von Computerproblemen, und die vielen Aufmunterungen zwischendurch.
- Klaus und Vivian für ihre Anteilnahme, die vielen guten Ratschläge und die gute Laune während unserer gemeinsamen Diplomandenzeit.
- Chris für sein Verständnis, seine Geduld und das Leben außerhalb der Diplomarbeit. Danke, daß es Dich gibt!
- Und meinen Eltern für ihre Unterstützung, ihr Vertrauen und ihren Zuspruch, die mir dieses Studium ermöglichten. Vielen Dank!

Erklärung

Hiermit erkläre ich, daß ich die vorliegende Diplomarbeit „Charakterisierung arktischer Mesozooplanktongemeinschaften während einer Winter- / Frühjahrs-Übergangsperiode“ selbstständig verfaßt und keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe.

Mit der Einstellung dieser Arbeit in die Fachbibliothek des Biologiezentrums bzw. des Instituts für Polarökologie, sowie der Universitätsbibliothek der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel bin ich einverstanden.

Kiel, den 15.01.1999

Brigitte Hermitte

Anhang

Liste 1: Arten-/Stationsliste: Abundanzen aller Kategorien [$\text{Ind.} \cdot 1000^{-1} \cdot \text{m}^{-3}$]

Liste 2: Biomasse-Berechnung: berücksichtigte Copepodenarten und mittlere Individualmassen [mg] mit der jeweiligen Quelle

Liste 3: mittlere Trypsinaktivitäten und Mediane, mittlere spezifische Trypsinaktivitäten, sowie Proteingehalte der Individuen

Liste 4: Fettsäure- und Fettalkoholzusammensetzung des Referenzstandards Marinol, sowie der bearbeiteten Copepodenarten und Stadien

Liste 1: Abundanzen aller Kategorien [$\text{Ind.} \cdot 1000^{-1} \cdot \text{m}^{-3}$]

Kategorie	Stadium	St. 019 0-50m	St. 019 50-100m	St. 019 100-200m	St. 019 200-500m	St. 019 500-1000m	St. 019 1000-1500m	St. 019 1500-2000m
		A	A	A	A	A	A	A
Calanidae								
Calanus hyperboreus	CI-CIII	0	0	0	53	144	0	0
Calanus hyperboreus	CIV	58880	2080	160	0	0	0	8
Calanus hyperboreus	CV	19520	800	80	27	32	16	0
Calanus hyperboreus	W	30080	640	80	0	32	0	24
Calanus finmarchicus	CI-CIII	0	0	0	80	0	0	0
Calanus finmarchicus	CIV	23360	1440	0	53	0	0	16
Calanus finmarchicus	CV	22720	4320	960	187	80	48	8
Calanus finmarchicus	W	9600	2880	160	133	0	16	8
Calanus finmarchicus	M	0	0	240	27	0	16	0
Calanus glacialis	CI-CIII	640	0	80	27	0	0	0
Calanus glacialis	CIV	2560	0	320	0	0	0	0
Calanus glacialis	CV	320	0	0	0	0	0	0
Calanus glacialis	W	640	160	0	0	0	0	0
Calanus glacialis	M	0	0	0	27	0	0	0
Pseudocalanidae								
Pseudocalanus minutus	CI-CIII	0	6240	0	27	0	0	0
Pseudocalanus minutus	CIV	0	320	160	53	0	16	0
Pseudocalanus minutus	CV	0	480	80	133	112	0	0
Pseudocalanus minutus	W	215040	111360	4880	907	32	128	24
Microcalanus pygmaeus	CI-CIII	0	119040	8000	2933	4544	5504	4480
Microcalanus pygmaeus	CIV	0	28160	6960	8640	8064	5120	1824
Microcalanus pygmaeus	CV	0	480	1760	6400	3456	1696	864
Microcalanus pygmaeus	W	1280	1440	3920	960	4096	7296	4032
Microcalanus pygmaeus	M	0	0	0	0	240	336	0
Microcalanus pusillus	W	0	0	0	0	0	0	0
Spinocalanus antarcticus	CI-CIII	0	0	0	0	0	48	8
Spinocalanus antarcticus	CIV	0	0	0	0	16	32	0
Spinocalanus antarcticus	CV	0	0	0	0	16	0	0
Spinocalanus antarcticus	W	0	0	0	0	48	16	0
Spinocalanus longispinus	CI-CIII	0	0	0	0	0	0	72
Spinocalanus longispinus	CIV	0	0	0	0	0	16	0
Spinocalanus longispinus	CV	0	0	0	0	0	64	16
Spinocalanus longispinus	W	0	0	0	0	0	0	0
Spinocalanus longispinus	M	0	0	0	0	0	16	0
Spinocalanus longicornis	CI-CIII	0	0	0	0	0	0	0
Spinocalanus longicornis	CIV	0	0	0	0	0	0	0
Spinocalanus longicornis	CV	0	0	0	0	0	0	0
Spinocalanus longicornis	W	0	0	0	0	0	0	8
Spinocalanus longicornis	M	0	0	0	0	0	0	48
Spinocalanus brevicaudatus	CI-CIII	0	0	0	0	0	0	152
Spinocalanus brevicaudatus	CIV	0	0	0	53	0	16	16
Spinocalanus brevicaudatus	CV	0	0	0	27	0	0	24
Spinocalanus brevicaudatus	W	0	0	0	27	0	0	48
Spinocalanus spp.	CI-III	0	0	0	80	0	0	0
Scolecithricidae								
Scaphocalanus magnus	CI-CIII	0	0	0	0	0	0	0
Scaphocalanus magnus	CIV	0	0	0	0	16	0	0
Scaphocalanus magnus	CV	0	0	0	0	0	0	0
Scaphocalanus magnus	W	0	0	0	0	0	0	0
Scaphocalanus magnus	M	0	0	0	0	0	0	0
Scaphocalanus brevicornis	CI-CIII	0	0	0	0	0	0	8
Scaphocalanus brevicornis	CIV	0	0	0	0	128	64	8
Scaphocalanus brevicornis	CV	0	0	0	0	400	128	112
Scaphocalanus brevicornis	W	0	0	0	27	96	128	16
Scaphocalanus brevicornis	M	0	0	0	0	16	16	8
Scolecithricella minor	CIV	0	0	0	0	0	0	0
Scolecithricella minor	CV	0	0	0	0	0	0	0
Scolecithricella minor	W	0	0	0	0	0	0	0
Scolecithricella minor	M	0	0	0	0	0	0	0
Metridiidae								
Metridia longa	CI-CIII	0	0	0	107	176	48	8
Metridia longa	CIV	0	0	80	347	960	256	0
Metridia longa	CV	0	320	4800	1147	384	176	0
Metridia longa	W	6720	44160	4800	293	0	0	0
Metridia longa	M	0	0	160	933	160	48	0
Metridia lucens	CV	0	0	0	0	0	0	0
Metridia lucens	W	0	0	0	0	0	0	0
Heterorhabdidae								
Heterorhabdus norvegicus	CI-CIII	0	0	0	187	48	128	160
Heterorhabdus norvegicus	CIV	0	0	0	0	32	32	0
Heterorhabdus norvegicus	CV	0	0	0	0	48	0	0
Heterorhabdus norvegicus	W	0	0	0	53	32	0	0
Heterorhabdus norvegicus	M	0	0	0	0	0	0	0
Heterorhabdus norvegicus		0	0	80	160	16	0	0
Aetideidae								
Aetideopsis minor	CV	0	0	0	0	0	16	0
Aetideopsis minor	W	0	0	0	0	0	0	0
Aetideopsis minor		0	160	0	53	304	96	0
Aetideopsis rostrata		0	160	0	0	0	16	152

Fortsetzung Liste 1:

Chindus obtusifrons		0	0	400	213	0	0	0
Gaetanus brevispinus		0	160	80	53	224	416	56
Gaetanus tenuispinus	CIV	0	0	0	27	32	16	0
Gaetanus tenuispinus	W	0	0	0	0	0	0	0
Gaetanus tenuispinus		0	0	0	373	16	0	0
Pseudochirella elongata		0	0	0	0	0	0	8
Euchaetidae								
Pareuchaeta spp.	CI	0	0	0	213	240	80	0
Pareuchaeta spp.	CII	0	0	0	187	64	32	8
Pareuchaeta spp.	CIII	0	0	0	0	0	0	0
Pareuchaeta spp.	CIV	0	0	0	0	0	0	0
Pareuchaeta spp.		0	480	80	933	176	240	40
Pareuchaeta barbata		160	160	0	0	128	240	0
Pareuchaeta glacialis		160	0	0	53	16	0	0
Pareuchaeta norvegica		0	0	80	27	0	0	0
Pareuchaeta polaris		0	0	0	0	0	80	16
Augaptilidae								
Augaptilus glacialis	CIV	0	0	0	0	0	0	0
Augaptilus glacialis	M	0	0	0	0	0	0	0
Haloptilus acutifrons		0	0	0	0	0	0	8
Tharyxidae								
Undinella oblonga		0	0	0	0	0	0	0
Bathypontiidae								
Temorites brevis	CV	0	0	0	0	0	0	16
Temorites brevis	W	0	0	0	0	0	16	8
Temorites brevis	M	0	0	0	0	0	0	0
Phaennidae								
Xanthocalanus sp.	CIV	0	0	0	0	0	0	8
Xanthocalanus sp.	CV	0	0	0	0	16	32	0
Xanthocalanus spp.		0	0	0	0	0	0	0
Calanoida indet.	CI-CIII	46720	1440	480	80	352	352	216
Calanoida indet.	CIV	0	0	80	0	0	0	16
Calanoida indet.	CV	0	0	0	0	0	0	0
Orthonidae								
Orthona similis	juvenil	602880	243200	31680	1093	240	672	1360
Orthona similis	W	1203200	353280	37760	2773	224	112	168
Orthona similis	M	66560	5280	1200	640	0	0	0
Orthona atlantica	juvenil	0	0	0	0	0	0	0
Orthona atlantica	W	4480	0	400	53	0	0	0
Oncaeidae								
Oncaea spp.		0	0	80	0	0	48	0
Oncaea borealis	juvenil	0	25920	1040	1360	2480	1744	168
Oncaea borealis	W	30720	207360	131840	17920	14848	1424	12032
Oncaea borealis	M	1600	26880	5600	2720	3392	1600	1408
Mormonillidae								
Mormonilla polaris	juvenil	0	0	0	0	0	96	0
Mormonilla polaris	W	0	0	0	0	176	0	16
Harpacticoida		0	160	160	27	32	32	0
Nauplien		2979840	227840	98560	12160	4416	6656	7104
Ostracoda		640	1760	3760	4587	6528	944	192
Isopoda		0	0	0	0	0	0	0
Eurycope inermis		0	0	0	0	0	0	16
Amphipoda		0	640	0	0	0	0	0
Hyperiididae		0	0	0	0	0	0	0
Themisto spp.		4480	320	280	93	104	48	0
Gammaridae								
Gammarus wilkitzki		0	0	0	0	0	0	0
Euphausiacea								
Thysanoessa inermis		80	0	0	0	0	0	0
Thysanoessa longicaudata		0	0	0	13	0	0	0
Mysidacea		0	0	0	0	0	0	0
Decapoda								
Hymenodora glacialis		0	0	0	0	0	16	8
Mollusca								
Limacina helicina		0	0	0	27	0	0	0
Echinodermata		0	0	0	0	0	0	0
Chaetognatha		4640	12160	3280	1427	1200	96	72
Appendicularia								
Oikopleura sp.		62720	17920	800	27	48	16	24
Cnidaria								
Medusen		0	0	0	0	16	96	72
Aglantha digitale		320	0	0	133	0	0	0
Siphonophora		0	0	0	53	448	48	24
Ctenophora								
Beroe sp.		0	0	0	0	0	0	0
Polychaeta		0	0	80	133	272	16	16
Foraminifera		0	0	0	5760	2880	416	104
GesamtA [n*1000-1*m-3]		5400560	1449600	355480	77320	62296	37136	35336
Gesamtbandanz [n*m-3]		5401	1450	355	77	62	37	35

Fortsetzung Liste 1:

Kategorie	Stadium	St. 021	St. 021	St. 021	St. 021	St. 023	St. 023	St. 023	St. 023
		100-200m	200-500m	500-1000m	1000-1460m	0-50m	50-100m	100-200m	200-380m
		A	A	A	A	A	A	A	A
Calanidae									
Calanus hyperboreus	CI-CIII	0	27	16	0	320	0	0	22
Calanus hyperboreus	CIV	640	347	16	9	2720	480	720	356
Calanus hyperboreus	CV	2080	1093	48	0	5280	0	160	889
Calanus hyperboreus	W	720	507	48	43	4160	0	0	622
Calanus finmarchicus	CI-CIII	0	0	144	9	320	0	0	44
Calanus finmarchicus	CIV	480	0	16	0	13600	1280	400	44
Calanus finmarchicus	CV	1120	373	32	17	47360	10080	9280	1111
Calanus finmarchicus	W	560	80	16	0	23360	2080	1120	89
Calanus finmarchicus	M	880	373	16	0	1600	960	1600	667
Calanus glacialis	CI-CIII	0	0	0	0	320	160	0	44
Calanus glacialis	CIV	160	0	0	0	1120	320	0	44
Calanus glacialis	CV	80	0	0	0	0	0	0	0
Calanus glacialis	W	0	0	0	0	1920	0	160	0
Calanus glacialis	M	0	0	16	0	0	0	0	0
Pseudocalanidae									
Pseudocalanus minutus	CI-CIII	0	80	0	0	0	160	0	0
Pseudocalanus minutus	CIV	80	27	0	0	0	0	0	0
Pseudocalanus minutus	CV	240	80	16	0	320	160	0	0
Pseudocalanus minutus	W	16960	9600	368	35	2560	1440	960	400
Microcalanus pygmaeus	CI-CIII	11200	1307	1824	357	17920	62080	16320	1289
Microcalanus pygmaeus	CIV	17120	2827	848	313	20800	85120	15840	3911
Microcalanus pygmaeus	CV	5760	1573	512	209	13600	39040	5200	2844
Microcalanus pygmaeus	W	14880	3253	896	435	800	9280	9440	3022
Microcalanus pygmaeus	M	0	827	0	17	0	0	560	2400
Microcalanus pusillus	W	0	0	0	0	960	9600	0	311
Spinocalanus antarcticus	CI-CIII	0	0	16	17	0	0	0	0
Spinocalanus antarcticus	CIV	0	0	64	26	0	0	0	0
Spinocalanus antarcticus	CV	0	0	80	43	0	0	0	0
Spinocalanus antarcticus	W	0	0	0	52	0	0	0	0
Spinocalanus longispinus	CI-CIII	0	0	16	35	0	0	0	0
Spinocalanus longispinus	CIV	0	0	16	17	0	0	0	0
Spinocalanus longispinus	CV	0	0	16	17	0	0	0	0
Spinocalanus longispinus	W	0	0	0	26	0	0	0	0
Spinocalanus longispinus	M	0	0	0	0	0	0	0	0
Spinocalanus longicornis	CI-CIII	0	0	0	0	0	0	0	0
Spinocalanus longicornis	CIV	0	0	0	52	2080	1280	880	0
Spinocalanus longicornis	CV	80	0	0	0	2240	2880	880	711
Spinocalanus longicornis	W	0	0	48	0	0	0	0	22
Spinocalanus longicornis	M	0	0	0	9	0	0	0	22
Spinocalanus brevicaudatus	CI-CIII	0	0	0	0	0	0	0	0
Spinocalanus brevicaudatus	CIV	0	27	320	9	0	0	0	0
Spinocalanus brevicaudatus	CV	0	160	1024	17	0	0	0	0
Spinocalanus brevicaudatus	W	0	0	0	35	0	0	0	0
Spinocalanus spp.	CI-CIII	0	0	16	26	0	0	0	0
Scolecithricidae									
Scaphocalanus magnus	CI-CIII	0	0	16	9	0	0	0	0
Scaphocalanus magnus	CIV	0	0	80	43	0	0	0	0
Scaphocalanus magnus	CV	0	0	16	43	0	0	0	0
Scaphocalanus magnus	W	0	80	64	87	0	0	0	67
Scaphocalanus magnus	M	0	0	0	0	0	0	0	0
Scaphocalanus brevicornis	CI-CIII	0	0	0	0	0	0	0	0
Scaphocalanus brevicornis	CIV	0	0	0	43	0	0	0	0
Scaphocalanus brevicornis	CV	0	0	16	70	0	0	0	0
Scaphocalanus brevicornis	W	0	0	16	70	0	0	0	0
Scaphocalanus brevicornis	M	0	0	0	17	0	0	0	0
Scolecithricella minor	CIV	160	133	0	0	0	0	0	0
Scolecithricella minor	CV	240	27	0	0	0	0	80	0
Scolecithricella minor	W	400	53	0	0	0	0	80	44
Scolecithricella minor	M	0	27	0	0	0	0	80	0
Metridiidae									
Metridia longa	CI-CIII	80	107	160	0	0	0	0	0
Metridia longa	CIV	0	80	800	96	0	0	80	222
Metridia longa	CV	480	1387	1888	270	0	640	720	1289
Metridia longa	W	6480	14720	368	78	2560	3040	720	2311
Metridia longa	M	0	80	656	0	0	0	0	800
Metridia lucens	CV	80	27	0	0	0	0	0	0
Metridia lucens	W	0	0	0	0	0	0	0	0
Heterorhabdidae									
Heterorhabdus norvegicus	CI-CIII	720	160	96	52	0	320	80	44
Heterorhabdus norvegicus	CIV	0	0	0	9	0	0	0	0
Heterorhabdus norvegicus	CV	0	53	48	0	0	0	0	22
Heterorhabdus norvegicus	W	240	107	0	9	0	0	0	44
Heterorhabdus norvegicus	M	160	160	32	0	160	0	0	0
Heterorhabdus norvegicus		80	53	16	9	0	0	0	89
Aetideidae									
Aetideopsis minor	CV	0	0	0	0	0	0	0	0
Aetideopsis minor	W	0	0	0	0	0	0	0	0
Aetideopsis minor		0	0	48	9	0	0	0	44
Aetideopsis rostrata		0	0	0	26	0	0	0	0

Fortsetzung Liste 1:

Chindus obtusifrons		80	347	80	0	0	0	0	89
Gaetanus brevispinus		0	0	64	9	0	0	0	0
Gaetanus tenuispinus	CIV	0	0	16	0	0	0	0	44
Gaetanus tenuispinus	W	0	0	0	0	0	0	0	0
Gaetanus tenuispinus		0	480	80	0	0	0	0	178
Pseudochirella elongata		0	0	0	0	0	0	0	0
Euchaetidae									
Pareuchaeta spp.	CI	640	133	48	0	0	0	160	222
Pareuchaeta spp.	CII	80	27	64	52	0	480	160	22
Pareuchaeta spp.	CIII	80	0	32	0	0	0	0	0
Pareuchaeta spp.	CIV	0	0	0	0	0	0	0	0
Pareuchaeta spp.		400	267	80	26	480	2560	480	578
Pareuchaeta barbata		0	0	32	17	0	0	0	0
Pareuchaeta glacialis		80	27	16	0	0	0	80	0
Pareuchaeta norvegica		80	160	0	0	0	0	0	0
Pareuchaeta polans		0	0	16	0	0	0	0	0
Augaptilidae									
Augaptilus glacialis	CIV	0	0	16	9	0	0	0	0
Augaptilus glacialis	M	0	0	16	9	0	0	0	0
Haloptilus acutifrons		0	0	0	0	0	0	0	0
Tharybidae									
Undinella oblonga		0	0	0	9	0	0	0	0
Bathypontiidae									
Temorites brevis	CV	0	0	16	0	0	0	0	0
Temorites brevis	W	0	0	0	0	0	0	0	0
Temorites brevis	M	0	0	16	9	0	0	0	0
Phaennidae									
Xanthocalanus sp.	CIV	0	0	0	0	0	0	0	0
Xanthocalanus sp.	CV	0	0	0	0	0	0	0	0
Xanthocalanus spp.		0	0	0	0	0	0	0	0
Calanoida indet.	CI-CIII	160	53	128	43	0	0	0	44
Calanoida indet.	CIV	0	0	16	26	0	0	0	0
Calanoida indet.	CV	0	0	0	0	0	0	0	0
Orthonidae									
Orthona similis	juvenil	2400	1013	144	122	94720	7200	2240	222
Orthona similis	W	86400	3893	640	243	113920	36480	12160	622
Orthona similis	M	2160	1920	160	9	5920	640	2160	711
Orthona atlantica	juvenil	0	0	0	0	0	0	0	0
Orthona atlantica	W	1120	933	256	17	0	480	1440	1289
Oncaeidae									
Oncaea spp.		0	0	0	0	0	0	0	0
Oncaea borealis	juvenil	2080	1120	400	278	2080	2240	1040	667
Oncaea borealis	W	18240	38827	12800	1287	960	4640	1600	1778
Oncaea borealis	M	1840	8640	2048	957	0	960	560	667
Mormonillidae									
Mormonilla polaris	juvenil	0	107	32	43	0	0	0	89
Mormonilla polaris	W	0	0	128	35	0	0	0	0
Harpacticoida		240	53	48	87	480	320	240	22
Nauplien		18560	9067	2240	713	81920	14400	8400	5600
Ostracoda		1760	1920	3200	148	640	160	720	489
Isopoda									
Eurycope inermis		0	0	0	0	0	0	0	0
Amphipoda		800	0	0	26	0	0	40	0
Hyperiidae		0	0	0	0	0	0	0	0
Themisto spp.		0	107	0	0	320	0	0	0
Gammaridae		0	0	0	0	0	0	0	0
Gammarus wilkitzkii		0	0	0	0	0	0	0	0
Euphausiacea						320	0	0	0
Thysanoessa inermis		0	0	0	0	0	0	0	0
Thysanoessa longicaudata		0	0	0	0	0	0	0	0
Mysidacea		0	0	0	9	0	0	0	0
Decapoda									
Hymenodora glacialis		0	0	0	0	0	0	0	0
Mollusca									
Limacina helicina		0	27	0	0	160	160	80	0
Echinodermata		0	0	0	0	0	0	0	0
Chaetognatha		2880	1013	1760	17	320	800	800	1022
Appendicularia									
Oikopleura sp.		80	27	80	0	4960	160	160	0
Cnidaria									
Medusen		0	0	32	61	0	0	0	0
Aglantha digitale		80	80	16	0	0	0	0	0
Siphonophora		0	27	48	0	0	0	0	0
Ctenophora									
Beroe sp.		0	0	0	0	160	160	0	0
Polychaeta		0	27	80	0	0	0	0	0
Foraminifera		7440	613	1632	278	0	160	0	0
GesamtA [n*1000-1*m-3]		229840	110720	37248	7304	473440	302400	97880	38200
Gesamtubundanz [n*m-3]		230	111	37	7	473	302	98	38

Fortsetzung Liste 1:

Kategorie	Stadium	St. 024	St. 024	St. 024
		0-50m	50-100m	100-170m
		A	A	A
Calanidae				
Calanus hyperboreus	CI-CIII	0	0	457
Calanus hyperboreus	CIV	0	480	1257
Calanus hyperboreus	CV	0	0	571
Calanus hyperboreus	W	0	160	0
Calanus finmarchicus	CI-CIII	800	160	0
Calanus finmarchicus	CIV	12640	3040	229
Calanus finmarchicus	CV	37120	17920	9371
Calanus finmarchicus	W	4000	2880	1486
Calanus finmarchicus	M	160	320	800
Calanus glacialis	CI-CIII	1120	0	0
Calanus glacialis	CIV	160	0	0
Calanus glacialis	CV	0	0	0
Calanus glacialis	W	3040	320	114
Calanus glacialis	M	0	0	114
Pseudocalanidae		0	0	0
Pseudocalanus minutus	CI-CIII	0	0	0
Pseudocalanus minutus	CIV	0	0	0
Pseudocalanus minutus	CV	160	0	0
Pseudocalanus minutus	W	1280	320	343
Microcalanus pygmaeus	CI-CIII	19840	23680	23771
Microcalanus pygmaeus	CIV	6080	21760	29257
Microcalanus pygmaeus	CV	4160	9120	14171
Microcalanus pygmaeus	W	160	1600	6286
Microcalanus pygmaeus	M	0	0	3086
Microcalanus pusillus	W	0	1600	1486
Spinocalanus antarcticus	CI-CIII	0	0	0
Spinocalanus antarcticus	CIV	0	0	0
Spinocalanus antarcticus	CV	0	0	0
Spinocalanus antarcticus	W	0	0	0
Spinocalanus longispinus	CI-CIII	0	0	0
Spinocalanus longispinus	CIV	0	0	0
Spinocalanus longispinus	CV	0	0	0
Spinocalanus longispinus	W	0	0	0
Spinocalanus longispinus	M	0	0	0
Spinocalanus longicornis	CI-CIII	0	0	0
Spinocalanus longicornis	CIV	800	2560	1257
Spinocalanus longicornis	CV	0	640	2171
Spinocalanus longicornis	W	0	0	0
Spinocalanus longicornis	M	0	0	0
Spinocalanus brevicaudatus	CI-CIII	0	0	0
Spinocalanus brevicaudatus	CIV	0	0	0
Spinocalanus brevicaudatus	CV	0	0	0
Spinocalanus brevicaudatus	W	0	0	0
Spinocalanus spp.	CI-III	0	0	0
Scolecithricidae		0	0	0
Scaphocalanus magnus	CI-CIII	0	0	0
Scaphocalanus magnus	CIV	0	0	0
Scaphocalanus magnus	CV	0	0	0
Scaphocalanus magnus	W	0	0	0
Scaphocalanus magnus	M	0	0	0
Scaphocalanus brevicornis	CI-CIII	0	0	0
Scaphocalanus brevicornis	CIV	0	0	0
Scaphocalanus brevicornis	CV	0	0	0
Scaphocalanus brevicornis	W	0	0	0
Scaphocalanus brevicornis	M	0	0	0
Scolecithricella minor	CIV	0	0	0
Scolecithricella minor	CV	0	480	1143
Scolecithricella minor	W	0	0	0
Scolecithricella minor	M	0	0	0
Metridiidae		0	0	0
Metridia longa	CI-CIII	0	0	0
Metridia longa	CIV	0	0	457
Metridia longa	CV	0	640	4000
Metridia longa	W	0	0	3657
Metridia longa	M	0	0	800
Metridia lucens	CV	0	0	0
Metridia lucens	W	0	0	0
Heterorhabdidae		0	0	0
Heterorhabdus norvegicus	CI-CIII	0	0	0
Heterorhabdus norvegicus	CIV	0	0	0
Heterorhabdus norvegicus	CV	0	0	0
Heterorhabdus norvegicus	W	0	0	0
Heterorhabdus norvegicus	M	0	0	0
Heterorhabdus norvegicus		0	0	0
Aetideidae		0	0	0
Aetideopsis minor	CV	0	0	0
Aetideopsis minor	W	0	0	0
Aetideopsis minor		0	0	0
Aetideopsis rostrata		0	0	0

Fortsetzung Liste 1:

Chindus obtusifrons		0	0	0
Gaetanus brevispinus		0	0	0
Gaetanus tenuispinus	CIV	0	0	0
Gaetanus tenuispinus	W	0	0	0
Gaetanus tenuispinus		0	0	0
Pseudochirella elongata		0	0	0
Euchaetidae		0	0	0
Pareuchaeta spp.	CI	0	0	0
Pareuchaeta spp.	CII	0	0	114
Pareuchaeta spp.	CIII	0	0	114
Pareuchaeta spp.	CIV	0	0	0
Pareuchaeta spp.		0	160	686
Pareuchaeta barbata		0	0	0
Pareuchaeta glacialis		0	0	0
Pareuchaeta norvegica		0	0	0
Pareuchaeta polaris		0	0	0
Augaptilidae		0	0	0
Augaptilus glacialis	CIV	0	0	0
Augaptilus glacialis	M	0	0	0
Haloptilus acutifrons		0	0	0
Tharybidae		0	0	0
Undinella oblonga		0	0	0
Bathypontiidae		0	0	0
Temorites brevis	CV	0	0	0
Temorites brevis	W	0	0	0
Temorites brevis	M	0	0	0
Phaennidae		0	0	0
Xanthocalanus sp.	CIV	0	0	0
Xanthocalanus sp.	CV	0	0	0
Xanthocalanus spp.		0	0	0
Calanoida indet.	CI-CIII	0	0	0
Calanoida indet.	CIV	0	0	0
Calanoida indet.	CV	0	0	0
Oithonidae		0	0	0
Oithona similis	juvenil	58240	4640	4343
Oithona similis	W	60800	16000	4457
Oithona similis	M	800	1440	1257
Oithona atlantica	juvenil	0	0	0
Oithona atlantica	W	0	0	114
Oncaeidae		0	0	0
Oncaea spp.		0	0	0
Oncaea borealis	juvenil	160	960	114
Oncaea borealis	W	160	2560	5829
Oncaea borealis	M	480	800	1143
Mormonillidae		0	0	0
Mormonilla polaris	juvenil	0	0	0
Mormonilla polaris	W	0	0	0
Harpacticoida		160	320	114
Nauplien		106240	13440	6286
Ostracoda		0	320	114
Isopoda		0	0	0
Eurycope inermis		0	0	0
Amphipoda		0	0	0
Hyperidae		0	0	0
Themisto spp.		0	0	0
Gammaridae		0	0	0
Gammarus wilkitzki		0	0	0
Euphausiacea		0	0	0
Thysanoessa inermis		0	0	0
Thysanoessa longicaudata		0	0	0
Mysidacea		0	0	0
Decapoda		0	0	0
Hymenodora glacialis		0	0	0
Mollusca		0	0	0
Limacina helicina		640	160	0
Echinodermata		0	0	0
Chaetognatha		320	0	686
Appendicularia		0	0	0
Oikopleura sp.		3520	0	0
Cnidaria		0	0	0
Medusen		0	0	114
Aglantha digitale		0	0	0
Siphonophora		0	0	114
Ctenophora		0	0	0
Beroe sp.		480	0	0
Polychaeta		0	0	114
Foraminifera		0	0	0
GesamtA [n*1000-1*m-3]		323520	128480	132000
Gesamtubundanz [n*m-3]		324	128	132

Liste 2: Biomasse-Berechnung: berücksichtigte Copepodenarten und mittlere Individualmassen [mg Ind.⁻¹] mit der jeweiligen Quelle

Art	Stadium	mittlere Individualmasse [mg TM Ind. ⁻¹]	übertragen von	Quelle
Calanus hyperboreus	CI-CIII	0,0334		HANSEN (1997)
Calanus hyperboreus	CIV	0,2060		HAGEN (unveröff.), HIRCHE et al. (1994)
Calanus hyperboreus	CV	1,02100		HAGEN (unveröff.), HIRCHE et al. (1994)
Calanus hyperboreus	W	2,3500		HAGEN (unveröff.), HIRCHE et al. (1994)
Calanus finmarchicus	CI-CIII	0,0272		HANSEN (1997)
Calanus finmarchicus	CIV	0,1149		HANSEN (1997)
Calanus finmarchicus	CV	0,1949		HANSEN (1997)
Calanus finmarchicus	W	0,3250		HANSEN (1997)
Calanus finmarchicus	M	0,2600	Mittel aus CV und W	HANSEN (1997), RICHTER (1994)
Calanus glacialis	CI-CIII	0,0272		HANSEN (1997)
Calanus glacialis	CIV	0,1893		HANSEN (1997)
Calanus glacialis	CV	0,6042		HANSEN (1997)
Calanus glacialis	W	0,7884		HANSEN (1997)
Calanus glacialis	M	0,8182		HANSEN (1997)
Metridia longa	CI-CIII	0,0087		HANSEN (1997)
Metridia longa	CIV	0,0340		HAGEN (unveröff.), KOSOBOKOVA (1980)
Metridia longa	CV	0,1200		HAGEN (unveröff.), KOSOBOKOVA (1980)
Metridia longa	W	0,2870		HAGEN (unveröff.), KOSOBOKOVA (1980)
Metridia longa	M	0,1370		HAGEN (unveröff.), KOSOBOKOVA (1980)
Pseudocalanus minutus	CI-CIII	0,0018	<i>Pseudocalanus</i> spp.	HANSEN (1997)
Pseudocalanus minutus	CIV	0,0064		HANSEN (1997)
Pseudocalanus minutus	CV	0,0118		HANSEN (1997)
Pseudocalanus minutus	W	0,0146		HANSEN (1997)
Microcalanus pygmaeus	CI-CIII	0,0070	<i>Microcalanus</i> sp.	RICHTER (1994)
Microcalanus pygmaeus	CIV	0,0070	Mittelwert	RICHTER (1994)
Microcalanus pygmaeus	CV	0,0070	aller	RICHTER (1994)
Microcalanus pygmaeus	W	0,0070	Stadien	RICHTER (1994)
Microcalanus pygmaeus	M	0,0070		RICHTER (1994)
Oithona similis	juvenil	0,0013		METZ (1996)
Oithona similis	W	0,0030		MUMM (1991)
Oithona similis	M	0,0018		METZ (1996)
Oncaea borealis	juvenil	0,0027	<i>Oncaea curvata</i>	METZ (1996)
Oncaea borealis	W	0,0068		METZ (1996)
Oncaea borealis	M	0,0043		METZ (1996)

Liste 3: mittlere individuelle Trypsinaktivitäten und Mediane, mittlere spezifische Trypsinaktivitäten, sowie Proteingehalte von *Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *Pseudocalanus minutus* und *Microcalanus pygmaeus* (W: Weibchen, CV: Copepodite, T0-T3: Hungerexperiment)

Art	Stadium	Region / Experiment	N	mittlere TA [nmol min ⁻¹ Ind. ⁻¹]	s.d.	Median TA [nmol min ⁻¹ Ind. ⁻¹]	Protein [µg]	s.d.	spezifische Aktivität [nmol min ⁻¹ Ind. ⁻¹ µg ⁻¹]	s.d.
<i>O. similis</i>	W	76°N 4°O	3	0,084	0,014		n.b.	n.b.	n.b.	n.b.
	W	75°N 12°W	12	0,063	0,021		0,472	0,182	0,171	0,125
	W	78°N 5°W	5	0,061	0,016		0,410	0,058	0,154	0,056
	W	81°N 5°W	12	0,059	0,018		0,608	0,119	0,096	0,017
	W	75°N 7°W	8	0,044	0,026		0,169	0,083	0,271	0,080
	W	T0	8	0,054	0,008		0,580	0,108	0,096	0,021
	W	T1	5	0,046	0,023		0,457	0,047	0,104	0,058
	W	T2	6	0,024	0,014		0,317	0,175	0,197	0,292
	W	T3	5	0,026	0,015		0,333	0,129	0,091	0,083
	CV	76°N 4°O	n.b.	n.b.	n.b.		n.b.	n.b.	n.b.	n.b.
<i>O. similis</i>	CV	75°N 12°W	n.b.	n.b.	n.b.		n.b.	n.b.	n.b.	n.b.
	CV	78°N 5°W	4	0,041	0,006		0,233	0,082	0,187	0,044
	CV	81°N 5°W	9	0,036	0,014		0,220	0,156	0,294	0,300
	CV	75°N 7°W	3	0,062	0,017		0,112	0,037	0,643	0,434
	W	76°N 4°O	2	0,026	0,004		n.b.	n.b.	n.b.	n.b.
<i>O. borealis</i>	W	75°N 12°W	10	0,064	0,025		0,206 ¹⁾	0,013	0,336 ¹⁾	0,121
	W	78°N 5°W	1	0,183	0,000		0,557	0,000	0,329	0,000
	W	81°N 5°W	18	0,085	0,087		0,313	0,264	0,460	0,384
	W	75°N 7°W	3	0,229	0,109		0,288	0,084	0,840	0,424
	W	76°N 4°O	n.b.	n.b.	n.b.		n.b.	n.b.	n.b.	n.b.
	W	75°N 12°W	45	0,764	0,501		3,654 ²⁾	2,079	0,337 ²⁾	0,330
	W	78°N 5°W	19	1,182	0,908		3,612 ³⁾	1,583	0,307 ³⁾	0,176
	W	81°N 5°W	n.b.	n.b.	n.b.		n.b.	n.b.	n.b.	n.b.
<i>P. minutus</i>	W	75°N 7°W	19	0,491	0,309		n.b.	n.b.	n.b.	n.b.
	W	T0	16	0,895	0,505		4,609	1,731	0,209	0,122
	W	T1	19	0,898	0,818		2,316	1,260	0,449	0,327
	W	T2	14	0,483	0,309		1,517	0,957	0,390	0,276
	W	T3	3	0,267	0,088		0,627	0,319	0,551	0,416
	CV	76°N 4°O	n.b.	n.b.	n.b.		n.b.	n.b.	n.b.	n.b.
	CV	75°N 12°W	1	0,172	0,000		2,089	0,000	0,144	0,000
	CV	78°N 5°W	2	1,375	0,810		1,985	0,739	1,442	1,250
	CV	81°N 5°W	n.b.	n.b.	n.b.		n.b.	n.b.	n.b.	n.b.
	CV	75°N 7°W	n.b.	n.b.	n.b.		n.b.	n.b.	n.b.	n.b.

Liste 4: Fettsäure- und Fettalkoholzusammensetzung des Referenzstandards Marinol, sowie der bearbeiteten Copepodenarten und Stadien

[illegible]

Fortsetzung Liste 4:

[illegible]